

Pc 3835

ISSN 0395—7217

Avril 1985
Trimestriel

fascicule

1

BULLETIN

D'ÉCOLOGIE



SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Bureau pour l'année 1984 :

Président : P. PESSON, 55 avenue Duquesne, 75007 Paris.

Vice-Présidents : J.C. LEFEUVRE, Laboratoire d'Évolution des Écosystèmes naturels et modifiés - Muséum National, 36, rue Geoffroy, Saint-Hilaire, 75231 Paris Cedex 05.

Z. MASSOUD, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy

Présidents honoraires : G. LEMÉE, P. GRISON, J.A. RIOUX, C. DELAMARE DEBOUTEVILLE.

Secrétaire Générale : Germaine RICOUE, Laboratoire de Recherche sur les Écosystèmes prairiaux - INRA - 16, rue Dufay, 76100 Rouen.

Secrétaire Général adjoint : P. BLANDIN, Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

Trésorier : F. DE BEAUFORT, Secrétariat Faune Flore, Muséum National, 57, rue d'Ulm, 75231 Paris Cedex 05.

Trésorier adjoint : M. AMANIEU, Laboratoire d'Hydrobiologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

Bulletin d'Écologie :

Directeur de la Publication : Secrétaire Générale

Fabrication du Bulletin : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

Conseil pour l'année 1984 :

AMANIEU M. (adresse ci-dessus).

BARBAULT R., Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris cedex 05.

DE BEAUFORT F. (adresse ci-dessus)

BELLAN G., Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batteries des Lions, 13007 Marseille.

BLANDIN P. (adresse ci-dessus).

BOUDOURESQUE C., Laboratoire de Biologie Végétale, UER des Sciences de la Mer et de l'Environnement, Luminy - 70, route Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 2.

BOURNAUD M., Département de Biologie animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

CHARLES P.J., Laboratoire de Sylviculture et d'Écologie de la Pinède landaise, I.N.R.A., Domaine de l'Hermitage, Pierroton, 33610 Cestas principal.

DAJOZ . (adresse ci-dessus).

DELAMARE-DEBOUTEVILLE C., Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

DECAMPS H., Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables, 29, rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse Cedex.

DELPECH R., Laboratoire de Botanique et d'Écologie végétale, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05.

GILLOT B., Laboratoire de Biologie végétale, Université Scientifique et Médicale de Grenoble, B.P. 53, 38041 Grenoble Cedex.

GRENOT C., Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

GUYETANT R., Laboratoire d'Ecologie animale, faculté des Sciences, La Bouloie, 25030 Besançon Cedex.

JARRY D., Laboratoire de Parasitologie, Institut de Botanique, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cedex.

LAMOTTE M., Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

LEBRETON P., Département de Biologie végétale, Laboratoire de Phytochimie (Systématique et Écologie), Université Claude Bernard, 43, Boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

LEFEUVRE J.C. (adresse ci-dessus).

LEGAY J.M., Département de Biologie Générale et Appliquée, Laboratoire de Biométrie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

LOSSAINT P., CNRS, CEPE Louis Emberger, route de Meind, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex.

MASSOUD Z. (adresse ci-dessus).

PESSON P. (adresse ci-dessus).

RAMADE F., Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, 91405 Orsay Cedex.

RICOUE G. (adresse ci-dessus).

RIOUX J.A., Laboratoire de Parasitologie, Institut de Botanique, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cedex.

TREHEN P., Station biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

G-3835

Avril 1985
Trimestriel

fascicule 1

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 16 - 1985 - N° 1 - Avril —

CONTENTS

1	LA FAUNE D'ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
2	RECHERCHES ÉCOLOGIQUES — L'écologie et le développement durable
3	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
4	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
5	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
6	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
7	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
8	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
9	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
10	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
11	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
12	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
13	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
14	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
15	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
16	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
17	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
18	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
19	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
20	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
21	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
22	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
23	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
24	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
25	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
26	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
27	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
28	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
29	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français
30	ÉCOLOGIE — Les travaux de l'association d'écologistes français

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

C/O Secrétariat «Faune Flore»

57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05

Tél. 336.54.32



Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00041535 5

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 16 - 1985 - N° 1 — Avril —

SOMMAIRE

P. LAVALLE. — Les systèmes d'interactions ressources-populations-environnement	1
F. LESCHER-MOUTOUÉ, J. GARNIER, R. POURRIOT. — Interactions entre les peuplements planctoniques et piscicole du lac de Créteil : impact d'une reproduction exceptionnelle de Percidés	9
G. VANNIER. — Modes d'exploitation et de partage des ressources alimentaires dans le système saprophage par les microarthropodes du sol	19
P. JACQUARD, M. IBN TATTOU, P.J. MAITRE, R. AL SBEI. — Allocation des ressources chez quelques végétaux : facteurs de variation	35
Y. FRENOT. — Étude de l'introduction accidentelle de <i>Dendrobaena rubida tenuis</i> (Oligochaeta, Lumbricidae) à l'île de la Possession	47
J.P. LUMARET, M. BERTRAND. — L'effet de reposoir sur les Arthropodes édaphiques conséquence d'une accumulation excessive d'excréments dans les zones pâturées	55
R. BARBAULT. — Partage des ressources et organisation des peuplements	63
A. GUILLOT, J.A. MEYER. — L'allocation du temps et des ressources sensori-motrices chez la souris. Un modèle écophysiologique du déterminisme des comportements alimentaires et dipsique	69
M. BOULÉTREAU. — Comment les insectes parasites se partagent leur hôte : exemple d'un Hyménoptère endoparasite grégaire des chrysallides de <i>Pieris brassicae</i>	77
J. ROUELLE, M. PUSSARD, J.L. RANDRIAMAMONJIZAKA, M. LOQUET, M. VINCESLAS. — Interactions microbiennes (bactéries, protozoaires), alimentation des vers de terre et minéralisation de la matière organique	83
A. PASQUET, R. LEBORGNE. — Partage de l'espace chez quelques espèces d'Araignées solitaires ; approche éthologique	89
P. ARPIN, G. KILBERTUS, J.F. PONGE, G. VANNIER, B. VERDIER. — Réactions des populations animales et microbiennes du sol à la privation des apports annuels de litière : exemple d'une rendzine forstière	95
J.F. PONGE. — Utilisation de la micromorphologie pour l'étude des relations trophiques dans le sol : la couche L d'un moder hydromorphe sous <i>Pinus sylvestris</i> (Forêt d'Orléans, France)	117
N.R. FRENCH. — Réponses des peuplements animaux aux modifications des ressources dans la basse prairie du Colorado	133
ANALYSES D'OUVRAGES	139

CONTENTS

P. LAVALLE. — Resources-populations-environment interactions systems	1
F. LESCHER-MOUTOUÉ, J. GARNIER, R. POURRIOT. — Interactions between phyto-zooplankton and fishes in the lake of Créteil : influence of an exceptional reproduction of Percidae	9
G. VANNIER. — Modes of exploitation and partitioning of food resources by soil microarthropods in the saprophagous system	19
P. JACQUARD, M. IBN TATTOU, P.J. MAITRE, R. AL SBEI. — Source of variation of resource allocation in plants	35
Y. FRENOT. — Undesignad introduction of <i>Dendrobaena rubida tenuis</i> (Oligochaeta, Lumbricidae) in Possession Island (Crozet archipelago)	47
J.P. LUMARET, M. BERTRAND. — Effect of excessive accumulation of manure on edaphic arthropods in sheep resting-places	55
R. BARBAULT. — Resource partitioning and communities organization	63
A. GUILLOT, J.A. MEYER. — a model of eating and drinking behaviors of the mouse	69
M. BOULÉTREAU. — How parasitic insects share their hosts : the case of a parasitic wasp larvae develop gregariously inside pupae of <i>Pieris brassicae</i>	77
J. ROUELLE, M. PUSSARD, J.L. RANDRIAMAMONJIZAKA, M. LOQUET, M. VINCESLAS. — Microbial interactions, feeding of earthworms and mineralization of organic materials	83
A. PASQUET, R. LEBORGNE. — Space sharing in some species of solitary spiders : an ethological approach	89
P. ARPIN, G. KILBERTUS, J.F. PONGE, G. VANNIER, B. VERDIER. — Responses of animal and microbial populations to the privation of the annual deposit of the litter : example of a forest rendzine	95
N.R. FRENCH. — Responses of animal populations to the resources modifications in a short grass prairie of Colorado	133
Book review	139

LES SYSTÈMES D'INTERACTION RESSOURCES-POPULATIONS-ENVIRONNEMENT

par P. LAVELLE

Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure (L.A. 258)
46, rue d'Ulm — 75230 PARIS Cedex 05

MOTS-CLÉS : Interactions ressources-populations-environnement, diagrammes de contraintes.

KEY-WORDS : Resources-populations-environment systems, constraints diagrams.

RÉSUMÉ

L'étude de l'utilisation des ressources et de ses conséquences éventuelles sur la structuration des peuplements paraît devoir s'inscrire dans le cadre de systèmes prenant en compte outre ces ressources, les populations et l'environnement. Les ressources doivent être définies précisément dans leur qualité, leurs variations spatiales et temporelles et leurs interactions. Divers systèmes de classification sont proposés qui permettent cette approche. Les populations peuvent être caractérisées par les contraintes externes et internes qui pèsent sur elles : un système simple de représentation graphique de tels « spectres de contraintes » est proposé. Leur temps de réponse aux variations éventuelles des ressources est encore un caractère important des populations.

Une telle connaissance des ressources et des populations, de leur variabilité et de leurs relations avec les facteurs de l'environnement permet de se faire une idée plus juste des interactions qui peuvent se développer entre les populations exploitant ces ressources. On s'aperçoit que les relations de compétition n'ont pas de raison d'être le plus souvent dominantes alors que les relations mutualistes ou la dominance des régulations par les facteurs de l'environnement aboutissent à des relations neutres entre espèces sont probablement fréquents.

Les ressources de toutes natures qu'offrent les écosystèmes sont depuis longtemps considérées comme un élément important de leur fonctionnement. Leur partage, surtout lorsqu'elles sont en quantité limitée, les techniques mises en oeuvre pour leur exploitation et leur allocation entre les diverses fonctions d'un individu ou les divers individus d'une population sont autant de phénomènes dont la compréhension est nécessaire à l'établissement de modèles décrivant le fonctionnement et l'évolution des écosystèmes.

Le partage des ressources et ses conséquences sur l'organisation des peuplements a été l'objet d'étude privilégiées durant les deux dernières décennies. Des théories ont vu le jour, de plus en plus précises et restrictives à la fois, à mesure qu'on passait du particulier au général et qu'on délaissait, par souci de simplification, nombre d'hypothèses alternatives ou d'interactions bien gênantes par leur multiplicité. Une place prépondérante était faite au paradigme de la compétition interspécifique qui écrasait toute explication alternative.

Un divorce croissant s'établissait alors entre ces théories et une réalité où tout ne s'explique pas par la compétition interspécifique mais où au contraire, d'autres types d'interac-

SUMMARY

Resources-populations-environment interactions systems

Resources utilization and the possible resulting effect on community structure should be studied in the mark of resources-populations-environment systems. Resources quality, spatio-temporal variations and their interactions may be defined using different classification systems. Populations may be characterized by their internal and external constraints using a simple graphical design. Their response to possible variations in time of resources is also an important character of populations.

This preliminary descriptive approach to resource-population-environment systems help understanding the relationships that may develop among populations that use these resources: there is no reason for competition to be an obligatory dominant relationships since mutualism or neutralism due to a strong regulation of populations by environmental factors are likely to be frequent.

tions et l'effet des facteurs physiques de l'environnement semblent souvent importants. Le retour à des hypothèses plus diversifiées, salué par certains comme l'avènement d'une nouvelle écologie, se traduit par une floraison d'articles dans lesquels un désir de rigueur se manifeste par la prise en compte de beaucoup d'éléments un moment sous-estimés, le refus de la généralisation et une approche méthodologique plus rigoureuse (BOUCHER *et al.*, 1982; CONNELL, 1983; QUINN et DUNHAM, 1983; SIMBERLOFF, 1983; STRONG, 1983; ROUGHGARDEN, 1983; PRICE, 1983; ODUM, 1984; PRICE *et al.*, 1984; WIENS, 1984).

Le but de cet article n'est pas d'alimenter la polémique en exprimant, puisque c'est à la mode, la double frustration d'un écologiste qui n'étant ni anglo-saxon ni vertébriste, a peu eu l'occasion d'adhérer aux théories et concepts en vogue dans les années 70. Il est plutôt d'essayer de réunir les éléments d'une approche plus systématique du problème de l'utilisation des ressources et de ses conséquences au sein de systèmes ressources-populations-environnement. Cela nécessite une définition complète de la nature, de la quantité et de la distribution des ressources disponibles pour une population déterminée dans un environnement particulier. On tentera



d'analyser la façon dont les individus perçoivent et utilisent ces ressources et la façon dont les facteurs de l'environnement régulent, directement ou indirectement, leur exploitation par les populations.

CLASSIFICATION DES RESSOURCES

Pour TILMAN (1982) une ressource est représentée par toute substance qui lorsqu'elle est en quantité plus importante permet une meilleure croissance des individus ou des populations. Une telle définition sous-entend qu'une ressource doit être utilisée, peut être limitante et a un effet direct sur l'état d'adaptation (= fitness) de l'organisme considéré (WIENS, 1984).

Il existe trois grands types possibles de ressources :

- la nourriture sous toutes ses formes : éléments minéraux, énergétiques et «modificateurs» (hormones, vitamines),

- l'espace,
- le temps, encore que cela soit souvent contesté.

Ces ressources peuvent être classées suivant divers critères :

- leur caractère indispensable ou interchangeable,
- leur accessibilité physique ou chimique,
- leur disponibilité dans le temps,
- leur distribution spatiale.

La classification de TILMAN est essentiellement basée sur le degré de nécessité et la complémentarité des ressources. Considérant des paires de ressources (R_1 et R_2), et prenant pour critère d'importance la croissance individuelle résultant de leur utilisation, il distingue huit situations possibles (Fig. 1).

Les ressources peuvent être parfaitement **interchangeables** : le remplacement d'une quantité de R_1 par une quantité égale de R_2 donne la même croissance.

Elles sont **complémentaires** lorsqu'une même croissance est obtenue avec des quantités du mélange R_1R_2 inférieures à celles de la seule ressource R_1 ou R_2 .

Elles sont **antagoniques** si la même croissance est obtenue avec des quantités de l'une ou l'autre ressource pure, inférieures au mélange des deux. Deux ressources totalement antagoniques sont dites **alternatives** (switching).

Si chacune des ressources est indispensable, elles sont qualifiées d'**essentielles**. Elles sont dites **essentielles interactives** s'il existe une combinaison optimale des deux ressources qui permet une croissance égale avec une consommation moindre, **hémessentielles** si l'une des ressources peut être remplacée par l'autre. Elles sont, enfin, **inhibitrices** si l'augmentation de la présence de chaque ressource au-delà d'une certaine valeur aboutit à diminuer la croissance.

Cette classification ne considère pas uniquement la valeur nutritive des ressources. Les interactions décrites dans les modèles de TILMAN intègrent en effet le coût associé à l'obtention de la ressource, les méthodes d'exploitation et le mode de distribution de la ressource. Par ailleurs, l'utilisation de ces ressources, la détermination de la proportion optimale de chacune d'elles et le résultat de leur partage éventuel avec d'autres populations dépendent des contraintes de consommation imposées à chacune des espèces : disponibilité des ressources, méthodes d'exploitation et structure de l'habitat notamment.

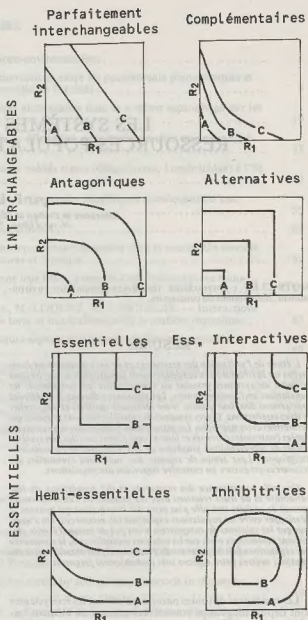


FIG. 1. — Croissance des individus en fonction des types de ressources et des interactions. Les isoclines montrent les combinaisons des concentrations des deux ressources qui déterminent un certain taux de croissance (TILMAN, 1982).

Le seul inconvénient de cette approche est le fait que l'on considère obligatoirement des paires de ressources. De ce fait, un nombre relativement limité d'entre elles pourra être analysé, compte tenu de l'importance des études que cela nécessite.

Des classifications plus simples mais aussi plus partielles ont été proposées par divers auteurs. SOUTHWOOD (1977) compare les distributions spatiales des ressources avec le rayon d'action normal d'une espèce (R_t) et sa capacité migratoire (R_m). On peut ainsi définir des ressources à **distribution homogène ou hétérogène**. Dans ce dernier cas elle pourra être en tâches petites ou grandes, proches ou isolées (Fig. 2).

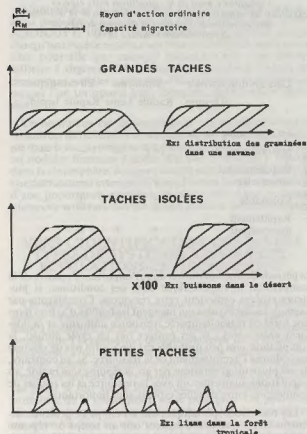


FIG. 2. — Divers types de distribution spatiale des ressources en fonction du rayon d'action et des capacités migratoires des espèces (SOUTHWOOD, 1977).

Dans la classification de PRICE (1974) qui découle partiellement de la précédente, on considère l'hétérogénéité relative dans le temps et dans l'espace de la ressource (Fig. 3). Il existe ainsi des ressources en **croissance rapide** (par rapport à la période d'activité ou au temps de génération de la population envisagée (exemples : le feuillage des forêts déciduées, les fleurs, les insectes pour leurs prédateurs en région tempérée). D'autres sont, à l'inverse, en **décroissance rapide** (ex. : les graines dans le désert pour les rongeurs, les divers stades larvaires des insectes pour leurs prédateurs et parasites, la litière en décomposition rapide des forêts tropicales pour la faune qui s'en nourrit).

Il existe encore des ressources **sporadiques** dont la présence dans le temps est de courte durée et le plus souvent imprévisible : le phytoplancton pour le zooplancton, les percolats de litière pour la microflore du sol, les fleurs en région tempérée pour les consommateurs de pollen. D'autres sont dites **régulièrement renouvelées**, le contenu intestinal ou le sang pour certains parasites qui en vivent, le plancton marin, les feuillages en région tropicale humide pour les herbivores, la litière dans les systèmes à décomposition lente. Il existe enfin des ressources **constantes**, essentiellement des sites de nidification et certains espaces particuliers.

Parallèlement à cette classification, PRICE considère le type de distribution spatiale de la ressource tel que défini par SOUTHWOOD comme l'un de ses attributs essentiels.

Une dernière caractéristique importante des ressources est

leur **accessibilité** physique ou chimique. Cette notion inclut celle de qualité des ressources proposée par SWIFT *et al.* (1979), pour caractériser la valeur nutritive des divers types de litière arrivant au sol. Elle comprend aussi la notion de disponibilité physique au sens de WIENS (1984), qui prend en compte l'incidence de la forme, de la taille et de la structure de la ressource dans son utilisation.

On pourra distinguer les ressources **directement accessibles** ; c'est le cas des substances organiques simples pour les organismes géophages du sol, des nitrates comme source d'azote pour les plantes, des feuilles non toxiques pour les herbivores. Il s'agit de ressources utilisables immédiatement, sans traitement spécial qui requiert d'autre adaptation particulière que leur reconnaissance.

L'exploitation des ressources **moyennement accessibles** nécessite un certain degré de spécialisation physiologique ou éthologique ; exemples : la consommation des coquillages par les Oiseaux, de la cellulose ou des plantes toxiques par les herbivores. Il existe, enfin, des ressources **difficilement accessibles** pour l'organisme qui les exploite. Dans ce cas, les transformations qui les rendent utilisables doivent être opérées en relation avec d'autres organismes au sein d'unités synergiques ; exemples : l'utilisation des réserves humiques du sol par les animaux géophages, de la matière d'origine végétale pour les coprophages (Tabl. I).

Aucun de ces systèmes de classification n'est parfait ni ne se suffit à lui-même. Dans certains cas, il sera intéressant de considérer les divers caractères de ces ressources : présence relative dans le temps, distribution spatiale et accessibilité. La classification de TILMAN, peut-être la plus complète, semble opérationnelle pour les plantes ; elle ignore cependant les conditions dans lesquelles les nutriments sont libérés

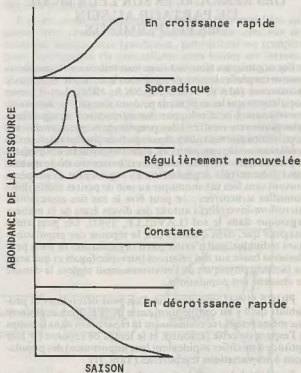


FIG. 3. — Classification des ressources en fonction des variations temporelles de leur abondance (PRICE, 1984).

(avec participation active ou non de la plante au travers de relations synergiques) et paraît ainsi faire l'impasse sur un aspect important de leur accessibilité. Elle semble, en revanche plus difficile, voire impossible, à utiliser pour les animaux dont le spectre des ressources est souvent bien trop large pour qu'on puisse se limiter à la considération d'un petit nombre de paires isolées.

TABLEAU I

Classement des ressources en fonction de leur accessibilité

ACCESSIBILITÉ	MODE D'EXPLOITATION
Directe	Sans spécialisation particulière
Moyenne	Spécialisations
Difficile	Synergie

L'important est de considérer que les ressources diffèrent et de tenir compte de leurs particularités dans l'interprétation d'observations ou l'élaboration d'hypothèses et de théories. Plutôt que d'utiliser un concept vague et non défini de ressources, tel qu'il a souvent été envisagé dans un passé proche, il convient d'avoir présente à l'esprit l'interrogation de CONNELL (1980) : Les écologistes peuvent-ils juger de la disponibilité des ressources pour un organisme ?

INFLUENCE DE LA NATURE DES RESSOURCES SUR LEUR MODE DE PARTAGE AU SEIN DES PEUPELEMENTS

Les organismes trouvent dans leur milieu un ensemble de ressources généralement désigné sous le terme de «spectre de ressources» (MAY, 1976 ; PIANKA, 1974). Les diverses populations qui les exploitent peuvent s'organiser autour de ces ressources et développer des interactions antagonistes, synergiques ou neutres : les peuplements que forment ces populations peuvent alors être organisés par des relations de prédation ou de compétition, c'est l'hypothèse «compétitive» classique. On peut imaginer d'autres cas où le mutualisme joue ce rôle organisateur en regroupant des espèces souvent sans lien taxonomique au sein de petites unités fonctionnelles structurées : ce peut être le cas des associations microflore-invertébrés autour des divers états de la matière organique dans le sol (LAVELLE, 1983). On peut enfin imaginer que, dans d'autres cas, la réponse des populations étant individuelle, il n'existe pas d'organisation de leurs peuplements basée sur des relations interspécifiques et que seuls les facteurs physiques de l'environnement règlent la densité de chacune des populations.

PRICE (1984) considère que l'on peut déterminer la probabilité qu'il y ait compétition entre deux espèces exploitant une même ressource connaissant la répartition dans le temps et l'espace de cette ressource et le temps de réponse (= leur aptitude à modifier rapidement leur importance) des populations à ses variations temporelles (Tabl. II).

En général, lorsque le temps de génération est court par rapport à la période durant laquelle la ressource est disponible, la réponse de la population peut être rapide ; en revanche, les populations à temps de génération plus long auront une réponse lente ou nulle. On peut ainsi prévoir la probabilité pour que la ressource devienne limitante pendant

TABLEAU II

Probabilité d'avoir de la compétition entre espèces exploitant un même type de ressource en fonction de la distribution spatio-temporelle de celle-ci et du temps de réponse des populations (PRICE, 1984)

	Distribution spatiale Réponse	Uniforme		En mosaïque	
		Rapide	Lente	Rapide	Lente
En croissance rapide		+	—	—	—
Sporadique		(+)	—	—	—
Régulièrement renouvelée		+	—	—	—
Constante		+	+	±	—
Rapidement décroissante		+	+	±	—

sa période de disponibilité et donc l'importance relative de la compétition interspécifique dans ces conditions, si plusieurs espèces exploitent cette ressource. Considérons par exemple les herbivores qui mangent les feuilles d'arbres dans une forêt en région tempérée (ressource uniforme et rapidement croissante) ; si ces espèces ont un cycle annuel, la compétition sera peu probable car il n'y aura pas de réponse immédiate à l'accroissement de la ressource. Si, au contraire, ils ont plusieurs générations par an, la réponse sera rapide, les populations augmenteront avec la ressource et les risques de compétition entre de telles espèces sont importants.

Les ressources sporadiques ont un temps de présence tellement court que peu d'espèces ont un temps de réponse suffisamment bref pour réagir à leur présence. Qu'il y ait, ou non, compétition dépendra de l'importance des populations exploitant cette ressource.

Les ressources régulièrement renouvelées peuvent conduire à une compétition si la réponse des populations est rapide. Mais, dans le cas des parasites intestinaux, la probabilité qu'il y ait une compétition dépendra du nombre de colonisateurs et non de la reproduction de l'hôte, si bien qu'en l'absence d'une colonisation vraiment efficace, la compétition est peu probable.

Dans le cas de ressources constantes et en décroissance rapide, la compétition interspécifique est susceptible d'être importante, que la réponse de la population soit rapide ou non.

Dans un environnement uniforme avec des ressources distribuées au hasard, si cela existait, la compétition interspécifique pourrait être importante dans la plupart des cas. Il s'agit cependant d'une situation peu probable alors que la distribution en mosaïque est bien plus répandue. Comme la fréquence de colonisation des taches est souvent faible, cela réduit fortement la probabilité que des compétiteurs potentiels se rencontrent. Quand les ressources sont en mosaïque, la probabilité pour qu'il y ait compétition diminue ainsi fortement. Elle est alors possible seulement lorsque plusieurs compétiteurs potentiels se rencontrent dans la même tache, avec des réponses de leurs populations suffisamment rapide pour qu'une quantité importante de la ressource soit exploitée pendant qu'elle est disponible.

Il semble ainsi que dans la réalité, de nombreuses niches vides existent et que la réponse individuelle, la situation dans laquelle les peuplements peuvent être composés d'espèces non interactives, soit beaucoup plus fréquente qu'on ne le

supposait (HARVEY *et al.*, 1983 ; PRICE, 1983).

L'importance du mutualisme sous ses diverses formes a aussi peut-être été sous-estimée (BOUCHER *et al.*, 1982 ; ADDICOTT, 1984). Il faut s'attendre à le trouver chaque fois qu'une espèce exploite une ressource difficilement accessible pour elle (par exemple lorsqu'il s'agit d'un aliment difficile à digérer). On le trouvera également lorsque les espèces peu mobiles ont besoin d'être transportées (phorésie) ou que l'on transporte leurs éléments reproducteurs (pollinisation).

De nombreux cas de mutualisme liés à l'exploitation de ressources difficilement accessibles se rencontrent par exemple dans le sol : symbioses microflore-animaux, mycorrhizes ou nodules fixateurs d'azote. On doit s'attendre à trouver dans la rhizosphère, domaine encore peu exploré du point de vue des relations interspécifiques, d'autres cas de mutualisme d'une importance peut-être insoupçonnée pour les mécanismes de structuration des peuplements et des écosystèmes.

VERS L'IDENTIFICATION DES DIVERS TYPES DE SYSTEMES RESSOURCES-POPULATIONS-ENVIRONNEMENT

De même que l'examen méticuleux de la nature des ressources montre que leur exploitation ne se réduit pas forcément à un simple partage entre compétiteurs il est permis de penser que l'organisation des peuplements ne se réduit pas forcément à un problème de relations interspécifiques, qu'elles soient antagonistes ou synergiques. En d'autres termes, les facteurs de l'environnement peuvent dans certains cas peser si fort sur la dynamique des populations que le problème de la compétition ne se pose plus. On peut ainsi simuler la dynamique des populations du Ver de terre *Millsonia anomala* dans les savanes de Lamto avec une très bonne précision en ne prenant pas en compte l'évolution des populations des autres espèces de Vers (LAVELLE et MEYER, 1983).

Les facteurs du milieu, en agissant sur les ressources et sur les populations, règlent en dernier ressort la nature des relations ressources-populations. Le modèle simple de WIENS (1984) schématise l'enchaînement de relations qui peut exister entre ces divers éléments (Fig. 4).

Il semble que toute population soit, en fait, prédisposée à entretenir avec d'autres populations un certain type de relations. Leur structure physiologique, leur mode de vie, leur régime alimentaire, leur habitat et leur configuration mor-

phologique, imposent à l'espèce une série de contraintes dont la combinaison aboutit à un type de système ressources-population-environnement quasiment prédéterminé.

Les **contraintes internes** sont liées à l'organisation biologique de l'espèce déterminée génétiquement, ontogénétiquement ou par «acclimatation». La **taille**, en tout premier lieu, impose aux animaux un certain niveau métabolique et peut fixer la taille des particules ingérées. Elle joue aussi un rôle dans les déplacements et la recherche de la nourriture. A l'intérieur d'une population, la variabilité des tailles sera à prendre en considération, selon qu'elle est plus ou moins la même pour tous les individus (Oiseaux après l'envol du nid), qu'elle varie de façon plus ou moins continue (Paramécie, Ver de terre, Plantes), ou discontinue (Arthropodes hétérométaboles).

Le **niveau trophique** qu'occupe l'espèce entraîne des contraintes bien différentes selon qu'elle consomme un aliment mobile (la plupart des prédateurs en milieux terrestres) ou immobile (producteur primaire, herbivore ou décomposeur), directement assimilable (solutés, proies animales et végétaux pour ceux qui disposent d'une cellulase) ou indirectement digestible (herbivores et décomposeurs associés à des microorganismes). Le **mode de respiration**, affranchi ou non de l'eau, peut encore constituer une forme de contrainte interne.

Les **contraintes externes** peuvent être **biotiques** ou **abiotiques**. Parmi ces dernières, les plus fréquemment importantes paraissent être la température qui règle le niveau métabolique de tous les hétérothermes, l'eau comme ressource ou comme élément indispensable de l'environnement pour les organismes à respiration aquatique ou semi-aquatique. La structure physique du milieu qui conditionne les déplacements et l'accès aux sources de nourriture est encore un élément important.

Il existe aussi des **contraintes externes biotiques** liées aux autres êtres vivants. L'espèce peut entretenir avec eux des relations antagonistes (prédation, parasitisme ou compétition), synergiques (le mutualisme sous toutes ses formes : symbiose, commensalisme, amensalisme ou protocoopération), mais aussi des relations variables, alternativement synergiques, neutres ou antagonistes ; c'est le cas des associations mycorrhiziennes où le champignon se comporte en symbionte commensal, parasite ou même prédateur suivant l'état de vigueur de la plante associée. C'est encore le cas des relations entre les Vers de terre géophages et la microflore du sol qui passent du mutualisme à l'inhibition et au neutralisme à mesure qu'augmente la teneur du sol en matière organique directement assimilable (LAVELLE, ZAIDI et SCHAEFER, 1983).

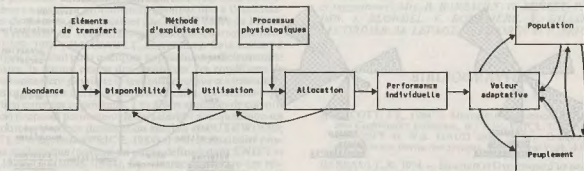


FIG. 4. — Composants d'un système ressources-populations-environnement (WIENS, 1984).

Admettant que l'ensemble des facteurs évoqués représente l'essentiel des contraintes possibles, on a imaginé des diagrammes qui illustrent pour un organisme donné les facteurs qui conditionnent le plus son existence. Chacune des contraintes est représentée par un secteur dont le rayon est proportionnel à son importance évaluée de façon subjective dans l'état présent du modèle. Il devient alors possible d'établir des spectres de contraintes et de comparer ainsi rapidement la situation d'espèces différentes (Fig. 5).

Si l'on considère, par exemple, diverses espèces de plantes ou d'animaux vivant dans la savane tropicale de Lamto, il apparaît clairement que les diagrammes de contraintes qui les caractérisent sont bien différents. Pour la Graminée *Loudetia simplex*, qui ne se déplace pas, le principal problème consiste à trouver sur place les ressources en lumière, en eau et en éléments biogènes nécessaires à son existence. Des associations symbiotiques avec des mycorrhizes peuvent devenir nécessaires dans les milieux particulièrement pauvres en azote (RAMBELLI, 1971). La compétition risque d'être élevée entre les individus, de même que toutes les autres formes d'interactions.

Pour le Ver de terre géophage *Millsonia anomala*, les contraintes sont en grande partie différentes. Le premier facteur limitant est l'eau nécessaire à la respiration (cutanée), aux déplacements (résistance au frottement) et à la digestion (nécessité d'ajouter à la terre ingérée des quantités importantes d'eau pour faciliter le transit et mettre en solution les mucopolysaccharides produits par la paroi intestinale). La structure compacte du milieu limite les déplacements et parfois l'oxygénation; elle met cependant l'animal à l'abri des prédateurs, mais pas des parasites qui peuvent être nombreux. L'alimentation entraîne d'autres contraintes majeures pour cette espèce; la matière organique du sol est peu digeste car relativement riche en éléments fortement

humifiés. La digestion ne peut se faire qu'en association avec la microflore de la terre ingérée avec laquelle le Ver entretient des relations positives (activation), négatives (inhibition) ou neutres, suivant l'état initial de la matière organique (LAVELLE, SOW et SCHAEFER, 1980; LAVELLE, ZAIDI et SCHAEFER, 1983). La compétition paraît aisément évitée par le jeu de la distribution verticale, une morphologie déterminée prédisposant l'espèce à vivre à une profondeur particulière (LAVELLE, 1983).

Pour le Criquet *Orthochia brachycnemis* la température constitue théoriquement une contrainte importante puisqu'il s'agit d'un hétérotherme. Dans les conditions climatiques de Lamto toutefois, ce n'est probablement pas le cas. La structure du milieu est en revanche déterminante: le sol doit être meuble pour qu'ils puissent pondre et la végétation offrir des supports adéquats. L'eau, enfin, est limitante à la saison sèche et influe de ce fait sur la vie des individus. Parmi les contraintes externes abiotiques, seuls la prédation et, dans une moindre mesure, le parasitisme sont importants. La compétition ne se manifeste pas et aucune relation de mutualisme particulière n'a été décelée (GILLON, 1973).

Chez le Lézard *Mabuya maculilabris*, hormis la température qui régle dans une certaine mesure le niveau d'activité, les principales contraintes semblent liées à la mobilité des proies, ce qui nécessite des techniques de chasse appropriées. La chasse à découvert et une mobilité relativement faible en font des proies possibles pour certains Oiseaux et Serpents. La compétition par contrecoup est relativement faible (BARBAULT, 1974).

Pour le Rapace migrateur *Milvus migrans*, les contraintes internes sont relativement limitées, par comparaison avec les autres espèces envisagées. L'homéothermie dont le coût énergétique élevé peut représenter une forte contrainte les

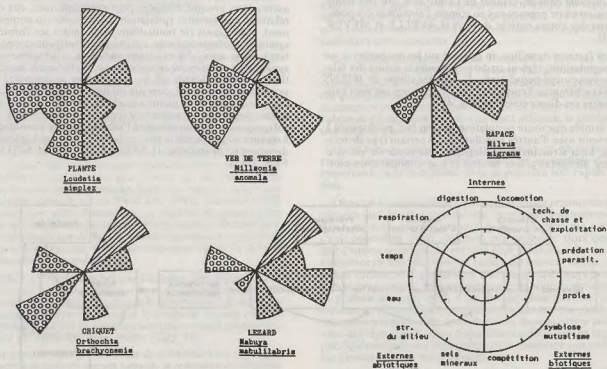


FIG. 5. — Représentation schématique des principales contraintes subies par divers types d'organismes (exemple d'une savane tropicale de Côte d'Ivoire).

affranchit de la dépendance vis-à-vis de la température, même si parfois, l'incapacité d'être inactif crée d'autres contraintes. La digestion des proies est directe et le vol abolit toute contrainte liée à la locomotion. En revanche, la situation de prédateur impose des techniques de chasse élaborées. Parmi les contraintes externes abiotiques, la structure du milieu joue un rôle important. À la saison des pluies, c'est, entre autres, l'incapacité à chasser dans les herbes devenues hautes, qui pousse ces oiseaux à migrer vers les savanes et steppes plus septentrionales dont l'herbe est plus rase. Parmi les contraintes externes biotiques pèsent clairement la disponibilité, l'accessibilité et la mobilité des proies et l'interaction des compétiteurs (THIOLLAY, 1975, 1976, 1977 et 1978).

Cet examen rapide de quelques organismes de l'écosystème des savanes de Lamto met en relief les profondes différences qui existent parfois dans les contraintes majeures subies par les différentes espèces.

Il semble que les «pôles de contraintes» ainsi définis se déplacent au long du réseau trophique. Pour les Producteurs, le milieu est prépondérant tandis que l'immobilité rend aigue la compétition. Chez les Consommateurs primaires, le milieu est encore important, surtout s'ils sont hétérothermes, mais la contrainte majeure devient bien souvent la digestion de la cellulose (ou les conséquences de sa non digestion) et le contournement des mécanismes de défense des plantes proies.

Pour les Prédateurs, l'essentiel paraît être d'avoir des techniques de chasse efficaces pour être compétitif, avec pour les hétérothermes, une limitation possible de l'activité par la température.

Chez les Décomposeurs, deux problèmes majeurs se posent : vivre dans le sol avec ses contraintes hydriques, d'oxygénation et de circulation, et digérer la matière organique morte, ce qui nécessite bien souvent l'association avec des microorganismes, symbioses très versatiles qui oscillent entre la prédation, la synergie, le neutralisme ou le parasitisme suivant le déplacement de l'état d'équilibre du système matière organique-microflore-animal ou plante.

On comprend mieux pourquoi les théories expliquant la structuration des peuplements par les effets de la compétition et de la prédation qui sont en général plus ou moins applicables aux Oiseaux (Vertébrés homéothermes) et dans une certaine mesure encore aux Vertébrés hétérothermes, soient plus difficilement applicables aux plantes, et totalement inutilisables pour les Vers de terre.

CONCLUSION

Le problème de l'exploitation des ressources dans les écosystèmes ne pourra probablement donner lieu à l'établissement de théories généralisables que dans le cadre de l'étude des systèmes de ressources-population-environnement (WIENS, 1984 ; BARBAULT, ce volume). Cela revient à analyser en détail pour quelques populations judicieusement choisies, la nature exacte des ressources, les conditions de l'environnement physique et leur influence sur ces ressources et les organismes qui les exploitent et enfin, les relations qui existent entre ces organismes. Les divers systèmes de classification proposés permettent de caractériser avec précision ses ressources, par leur distribution spatiale (SOUTHWOOD, 1977), et temporelle (PRICE, 1984) et leur accessibilité physique et chimique (notions en partie définies dans SWIFT *et al.*, 1979, et WIENS, 1984). Les interactions entre ces ressources prises deux à deux définies en détail par TILMAN (1982) devront également être prises en compte.

Les populations peuvent être caractérisées par les diagrammes de contraintes présentés ci-dessus. Ces contraintes

de trois ordres, internes (ou phylogénétiques au sens de GRIME, 1977), externes abiotiques et externes biotiques, déterminent en partie la façon dont l'organisme perçoit les ressources et s'intègre dans son milieu physique. Elles déterminent aussi les relations que l'organisme entretient avec d'autres populations, taxinomiquement voisines ou non.

L'utilisation systématique de ces outils conceptuels, ou d'autres plus performants qu'il reste à inventer, permet d'éviter l'approche trop générale ou biaisée de l'étude des systèmes ressources-populations-environnement récemment dénoncée par de nombreux auteurs, ce que COLWELL (1984) appelle l'écologie de la marmite (on prend un grand nombre d'espèces, potentiellement interactives, on les ajoute en respectant bien les proportions, on remue doucement...). Cette approche évite en effet d'oublier les éléments fondamentaux pour le raisonnement. Par exemple bien peu de discussions sur le thème de la diversité en milieu tropical commencent en rappelant que dans de tels milieux, avant toute autre chose, la température est élevée ! Ce qui implique des vitesses de réaction plus grandes et donc un niveau métabolique général plus élevé.

Une telle approche, si elle est nécessaire, ne semble pas encore suffisante. Les contraintes évoquées ne sont pas seulement contraignantes : les organismes vivant en milieu sec sont très dépendants de l'eau, mais la sécheresse est nécessaire à l'accomplissement de leur cycle biologique ; le gel peut, en d'autres lieux, jouer le même rôle, contraignant en tant que facteur immédiat, mais nécessaire comme facteur ultime (GILLON, comment.). Cette distinction des divers effets des facteurs de l'environnement à l'échelle immédiate ou ultime est fondamentale et complique encore le problème. C'est d'ailleurs la multitude des éléments à prendre en compte qui a conduit à simplifier exagérément la façon de poser les problèmes écologiques ; on ne pourra probablement accéder à l'intégration d'ensembles aussi complexes que par l'élaboration de modèles de simulation de plus en plus complexes. De tels modèles, toutefois, pour être réalistes doivent être basés sur des observations biologiques réelles et comporter le minimum de formulations mathématiques purement théoriques. Cela n'interdit pas la réflexion par le moyen d'exercices intellectuels tels que celui que nous présentons ici. Cependant, leur généralité obligatoire, même si par souci de réalisme on les illustre régulièrement d'exemples concrets, est à la fois stimulante et dangereuse. Il faut en effet être toujours conscient de ce à quoi l'on s'expose lorsque l'on s'aventure dans le torrent bouillonnant de la réalité écologique en sautant d'un flot de connaissance à peine émergé à un autre tout aussi glissant.

Remerciements

Je remercie pour leurs commentaires, critiques, corrections et suggestions : Mrs. R. BARBAULT, G. BENEST, P. BLANDIN, J. BLONDEL, F. BOURLIÈRE, Y. GILLON, Ch. LECORDIER, M. LÉPAGE, T. PILORGE et P. PRICE.

BIBLIOGRAPHIE

- ADDICOTT, J.F., 1984. — Mutualistic interactions in Population and Community processes. In : P.W. PRICE, C.N. SLOBODCHIKOFF et W.S. GAUD (éds). *A new Ecology : Novel approaches to interactive systems*. Wiley, New-York, 438-451.
- BARBAULT, R., 1974. — Structure et Dynamique d'un peuplement de Lézards, les Scincides de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) *Terre et Vie*, 28, 354-428.
- BOUCHER, D.H., JAMES, S., et KEELER, K.H., 1982. — The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13, 315-347.

- CONNELL, J.H., 1980. — Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, **35**, 131-138.
- CONNELL, J.H., 1983. — On the relevance and relative importance of interspecific competition : evidence from field experiments. *Am. Nat.*, **122**, 661-696.
- GILLON, Y., 1973. — Étude écologique quantitative d'un peuplement acridien en milieu herbacé tropical. Thèse Doct., Univ. Paris VI, 323 p.
- GRIME, G., 1977. — Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, **111**, 982-1164-1194.
- HARVEY, P.H., COLWELL, R.K., SILVERTOWN, J.W., et MAY, R.M., 1983. — Null models in Ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **14**, 189-211.
- LAVELLE, P., 1983. — The structure of Earthworm communities. In J.E. SATCHELL (éd.), *Earthworm Ecology: from Darwin to Vermiculture*. Chapman and Hall, Londres, 449-466.
- LAVELLE, P., et MEYER, J.A., 1983. — Allez-les-Vers, a simulation model of dynamics and effect on soil of populations of *Milnesium anomala* (Oligochaeta-Megascolecidae). In : Ph. LEBRUN *et al.* (éds), *New Trends in Soil Biology*. Louvain-la-Neuve, 503-517.
- LAVELLE, P., SOW, B., et SCHAEFFER, R., 1980. — The geophagous earthworms community in the Lamto savanna (Ivory Coast) : Niche partitioning and utilization of soil nutritive resources. In D. DINDAL (éd.), *VIIe C.I.Z.S.*, Syracuse (N.Y.). EPA Washington D.C., 653-672.
- LAVELLE, P., ZAIDI, Z., et SCHAEFFER, R., 1983. — Interactions between earthworms, soil organic matter and microflora in an African savanna soil. In : Ph. LEBRUN *et al.* (éds), *New Trends in Soil Biology*. Louvain-la-Neuve, 253-261.
- MAY, R.M., 1976. — *Theoretical Ecology. Principles and Applications*. W.B. Saunders, Philadelphie, 317 p.
- ODUM, E.P., et BIEVER, L.J., 1984. — Resource quality, mutualism and energy partitioning in food chains. *Am. Nat.*, **124**, 360-376.
- PIANKA, E.R., 1974. — *Evolutionary Ecology*. Harper and Row, 356 p.
- PRICE, P.W., 1983. — Research questions in Ecology relating to community ecology, plant-herbivore interactions, and Insect ecology in general. Ecology Futures Workshop, Louvain-la-Neuve, Belgique (INTECOL/NATO), 19 p.
- PRICE, P.W., 1984. — Alternative paradigms in Community Ecology. In : P.W. PRICE, C.N. SLOBODCHIKOFF et W.S. GAUD (éds), *A New Ecology : Novel approaches to interactive systems*. Wiley, New York, 353-386.
- PRICE, P.W., GAUD, W.S., et SLOBODCHIKOFF, C.N., 1984. — Introduction : Is there a new Ecology ? In : PRICE, C.N., SLOBODCHIKOFF et W.S. GAUD (éds), *A New Ecology : Novel approaches to interactive systems*. Wiley, New York, 1-14.
- QUINN, J.F., et DUNHAM, A.E., 1983. — on hypothesis testing in ecology and evolution. *Am. Nat.*, **122**, 602-617.
- RAMBELLI, A., 1971. — Recherches mycologiques préliminaires dans les sols de forêt et de savane en Côte d'Ivoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **8**, 219-226.
- ROUGHGARDEN, J., 1983. — Competition and theory in community ecology. *Am. Nat.*, **122**, 583-601.
- SIMBERLOFF, D., 1983. — Competition theory, hypothesis testing, and other community buzzwords. *Am. Nat.*, **122**, 626-635.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1977. — Habitat, the temple for ecological strategies ? *J. Anim. Ecol.*, **46**, 337-365.
- STRONG, D.R., 1983. — Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. *Am. Nat.*, **122**, 636-660.
- SWIFT, M.J., HEAL, O.W., et ANDERSON, J.M., 1979. — *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Studies in Ecology, Vol. 5, Blackwell, Oxford, 372 p.
- THIOLLAY, J.M., 1975-1978. — Les Rapaces d'une zone de contact savane-forêt en Côte d'Ivoire. I. *Alauda*, **43** (1975), 75-102 ; II. *Alauda*, **43** (1975), 387-416 ; III. *Alauda*, **44** (1976), 275-300 ; IV. *Alauda*, **45** (1977), 197-218 ; V. *Alauda*, **46** (1978), 147-170.
- TILMAN, D., 1982. — *Resource Competition and Community Structure*. Monographs in Population Biology, 17, R. May (éd.) Princeton Univ. Press, 215 p.
- WIENS, J.A., 1984. — Resource Systems, Populations and Communities. In : P.W. PRICE, C.N. SLOBODCHIKOFF et W.S. GAUD (éds), *A New Ecology : Novel approaches to interactive systems*. Wiley, New York, 398-436.

INTERACTIONS ENTRE LES PEUPELEMENTS PLANCTONIQUES ET PISCICOLE DU LAC DE CRÉTEIL : IMPACT D'UNE REPRODUCTION EXCEPTIONNELLE DE PERCIDÉS

par Françoise LESCHER-MOUTOUÉ, Josette GARNIER et Roger POURRIOT

École Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie (U.A. 258)
46, rue d'Ulm — 75230 PARIS Cedex 05, France

MOTS-CLÉS : Prédation - Compétition - Structure du peuplement - Phytoplancton - Rotifères - Microcrustacés - Poissons - Milieux lacustres peu profonds.

KEY-WORDS : Predation - Competition - Community structure - Phytoplankton - Rotifers - Microcrustaceans - Fishes - Shallow lake.

RÉSUMÉ

Dans le lac de Créteil, lac de sablière jeune où la production primaire est élevée, l'ordre d'apparition des groupes zooplanctoniques est le même de 1978 à 1980 et comparable à celui décrit pour d'autres milieux lacustres. Les Rotifères, les Cladocères et les Copépodes herbivores (strictement ou à certains stades) apparaissent successivement dans le temps, évitant ainsi la compétition ; le phytoplancton, de petite taille (10 µm environ), est en effet consommable par l'ensemble du zooplancton.

On analysera ici comment en 1980, l'impact d'une prédation accrue par les alevins a modifié la structure des peuplements planctoniques. A travers ces modifications, on peut tracer un schéma de la redistribution des ressources entre les herbivores et les carnivores.

Après une reproduction exceptionnelle du Sandre *L. lucioperca* en avril, on a observé une élimination des grands individus reproducteurs de Calanoides et de certains Cyclopides conduisant au déclin de ces populations, ce qui aurait favorisé le développement plus précoce de *Th. oithonoides* (espèce de petite taille). Parallèlement, une modification des populations algales a été observée : des espèces de plus grande taille sont apparues en été et en particulier *Cryptomonas* sp. a atteint des biomasses très élevées à partir d'octobre.

Les milieux stables sont caractérisés par une reproductibilité des successions des populations planctoniques d'une année à l'autre, du point de vue tant qualitatif que quantitatif (HUICHINSON, 1967). Des changements de structure des populations se produisent si, à l'amont, les conditions physico-chimiques évoluent, ce qui est le cas par exemple dans les processus d'eutrophisation (RAVERA, 1980) ou si, à l'aval, la pression de prédation sélective exercée par les poissons ou par les Invertébrés se trouve modifiée (HRBACEK, 1962 ; HRBACEK et NOVOTNA-DVORAKOVA, 1965 ; BROOKS et DODSON, 1965 ; LANGE LAND, 1978, par ex.). Il est indéniable qu'un événement survenant à l'amont ou à l'aval du système provoque un réajustement dans les interactions entre les différents compartiments : phytoplancton, macroinvertébrés, poissons... Ces interactions ne sont pas dissociables.

Le lac de Créteil, lac de création récente, fait l'objet depuis 1978 d'études suivies relatives notamment à la production et

SUMMARY

Interactions between phyto-zooplankton and fishes in the lake of Créteil : influence of an exceptional reproduction of Percidae

At Créteil, in the recently constructed man made lake, where primary productivity is high, the seasonal successions of the different zooplanktonic groups were similar from 1978 to 1980 and were also similar to those described in other lakes. Rotifers, Cladocerans and Copepods successively appeared during the year thus avoiding competition. The phytoplankton size was small (from 10 to 25 µm) and therefore always of edible size for the whole zooplankton populations.

In this paper, changes in the structure of planktonic populations after an increase in fry predation are analysed.

An excellent reproduction of pike perch (*L. lucioperca*) in April 1980 provoked the decline of Calanoid and some Cyclopoid populations (Copepods dominated at that time of the year) by eliminating in particular the females. Consequently *Th. oithonoides* (a smaller sized species) developed earlier in the year. Moreover, a modification in the algal populations was also noticed : species of larger size developed during the summer and *Cryptomonas* sp. in particular formed a very high biomass from October onwards.

à la biomasse phytoplanctonique en relation avec les paramètres physico-chimiques qui les contrôlent (CARDINAL, 1981 ; CARDINAL et GARNIER, 1980 ; GARNIER, 1982, 1983), à la structure et à la dynamique des différents groupes zooplanctoniques (LESCHER-MOUTOUÉ et BERTRAND, 1980 ; GARREAU, 1982 ; LESCHER-MOUTOUÉ, 1984) et au peuplement piscicole (BOËT, 1981 ; GERDEAUX, 1983) (synthèse in TESTARD, 1983).

La comparaison de l'ensemble des résultats obtenus en 1978 et 1979 ne permet pas de conclure à une évolution notable, dans cet intervalle de temps, des conditions abiotiques et biotiques du lac. En 1980 au contraire, outre une reproduction inhabituelle des Percidés, des modifications importantes de la structure spécifique des Copépodes se sont produites, ainsi qu'une dérive de la composition du peuplement algal en fin d'été. Ces observations nous conduisent à interpréter cette évolution du peuplement planctonique comme une réponse immédiate à une pression de prédation accrue.

1 — LE PEUPLEMENT PHYTOPLANCTONIQUE

Le peuplement algal était en 1979 et 1980 composé d'espèces de petite taille et largement dominé par les Chlorophycées, mais les Diatomées et les Cryptophycées étaient bien représentées ; quelques Cyanophycées apparaissaient en fin d'été. Le nombre de cellules variait entre 0,3 et 23×10^6 cell. l⁻¹ et la biomasse entre 0,1 et 7 mg l⁻¹ (poids frais).

L'évolution du peuplement phytoplanctonique entre 1979 et 1980 est marqué par une augmentation relative de la taille des cellules algales ainsi que le montrent les variations annuelles du rapport entre la biomasse totale B et l'abondance cellulaire N (Fig. 1). Le rapport B/N est particulièrement élevé en fin d'été et en automne 1980 lors du développement des *Cryptomonas*. Le peuplement reste cependant à dominance nannoplanctonique (10 à 25 µm).

En 1979 et 1980, jusqu'en avril, le peuplement algal se compose de Chlorophycées et de Diatomées. De mai à octobre 1979, il se produit successivement une poussée de Diatomées en mai, un développement de Cryptophycées en août, puis en fin d'été, une explosion de Chlorophycées accompagnée d'une seconde poussée de Diatomées (Fig. 2). De mai à octobre 1980, les successions des espèces algales sont plus complexes : les Chlorophycées se développent en mai-juin puis en août où elles sont accompagnées d'une poussée de Diatomées. Les Cryptophycées, comme en 1979, sont relativement abondantes en fin juillet. En 1980, elles réapparaissent au début du mois de septembre mais se développent réellement en octobre.

Si en 1979 les Chlorophycées sont essentiellement représentées par *Oocystis parva*, elles se diversifient en 1980 (*Monoraphidium contortum*, *Scenedesmus quadricauda*, *Oocystis parva*, *Tetradon minimum*).

2 — LE PEUPLEMENT ZOOPLANCTONIQUE

Les successions saisonnières du zooplancton de 1978 à 1980, décrites dans un précédent travail (GARNIER et LESCHER-MOUTOUË, 1984), ne seront que brièvement mentionnées (Fig. 3).

Les fluctuations saisonnières du peuplement de Rotifères varient selon les années ; 1978 est marqué par un développement estival de *Filinia* et, surtout, d'*Hexarthra mira* et de *Polyarthra vulgaris* (GARREAU, 1982). En 1979, on observe un maximum au début du printemps de *Brachionus angularis* accompagné de *Keratella quadrata* et, en 1980, un pic automnal de *K. quadrata* et de *K. cochlearis*.

L'évolution annuelle du peuplement de Cladocères, au contraire, se reproduit d'une année à l'autre avec une remarquable régularité ; elle est caractérisée par deux maximums, l'un printanier (mai-juin) où domine *Bosmina longirostris* puis *Daphnia cucullata*, l'autre estival (août-septembre) plus diversifié (*B. longirostris*, *D. cucullata*, *Ceriodaphnia*, *Diaphanosoma*).

Le peuplement en Copépodes présente toujours une forte croissance printanière et estivale, régulière dans son apparition, mais diffère selon les années dans sa structure. En 1980, toutes les espèces ayant normalement un cycle de développement printanier subissent à partir de mai-juin une réduction drastique de leurs effectifs qui entraîne leur disparition prématurée. Ainsi, *Eudaptomus gracilis* a normalement une période de reproduction en hiver qui se poursuit jusqu'au début de l'été. En 1980, son développement a été stoppé dès les premiers jours de mai (Fig. 4). *Cyclops vicinus* peut se reproduire toute l'année à Crèteil, mais sa période de reproduction maximale «printanière» se situe habituellement de février à juin ; dès avril-mai, des copépodes IV peuvent

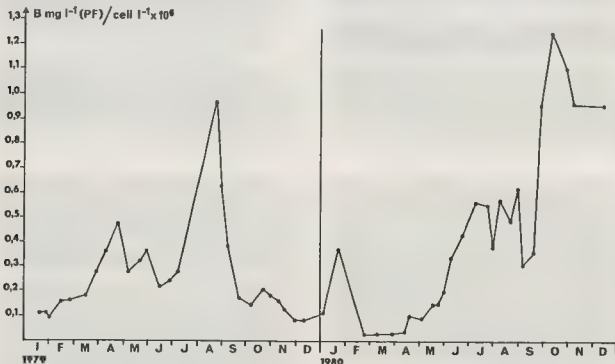


FIG. 1 — Variations annuelles du rapport entre la biomasse totale B (poids frais) et l'abondance cellulaire N du peuplement phytoplanctonique du lac de Crèteil en 1979 et 1980.

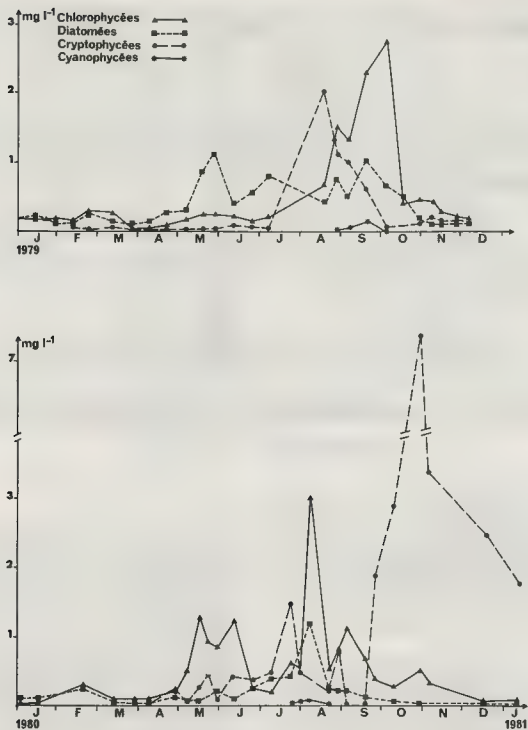


FIG 2. — Successions des principaux groupes d'algues dans le lac de Crétail en 1980.

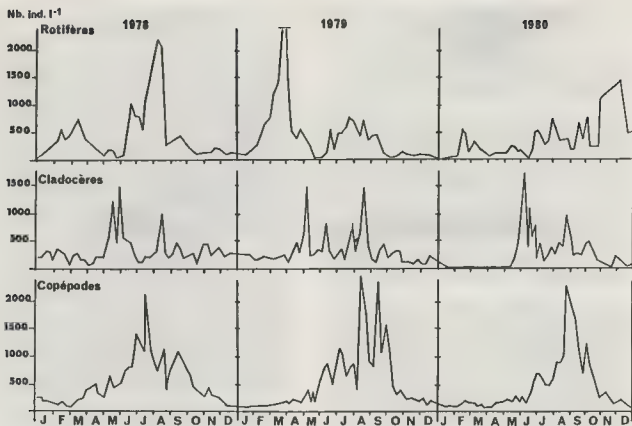


FIG. 3. — Abondances zooplanctoniques de 1978 à 1980 dans le lac de Créteil

entrer en diapause et pénètrent alors dans les sédiments (LACROIX et LESCHER-MOUTOUÉ, 1984) ; en 1980, la population a régressé dès le 20 mai. Le même type de remarque peut être fait pour *Eurytemora velox* ; son développement est plus tardif, elle est surtout abondante en juillet ; en 1980, elle disparaît à partir du 18 juin malgré un démarrage plus précoce que les années précédentes. *Acanthocyclops robustus* domine dans le peuplement copépodologique de juin à septembre en 1978 et 1979, formant l'essentiel de la biomasse (774 mg m^{-3} poids sec en août 1979 pour un total de 1154 mg m^{-3}) ; en 1980 son développement commence seulement à la fin de juin, la biomasse maximale ne dépassant pas 500 mg m^{-3} au début de juillet ; la population régresse au début d'août.

Au contraire, l'espèce thermophile de plus petite taille *Thermocyclops oithonoides* (longueur moyenne des femelles : $690 \mu\text{m}$; longueur moyenne des femelles des autres espèces comprise entre 1000 et $1300 \mu\text{m}$), dont les subadultes sortent de diapause chaque année en mars-avril, se développe avec une ampleur tout à fait inhabituelle en 1980. En 1978 et 1979, son abondance n'est notable qu'en septembre ; en 1980, les premières femelles ovigères sont observées en mai et la population devient rapidement considérable (940 mg m^{-3} le 27 août).

L'évolution du rapport entre la biomasse totale B et l'abondance des Copépodes N traduit bien la disparition des espèces de grande taille et leur remplacement par *Th. oithonoides* de plus petite taille ; compris entre 2 et 4 au cours de l'été 1979, il diminue nettement en 1980 où il varie entre 1 et 3 (Fig. 5).

3 — LE PEUPELEMENT PISCICOLE

Le peuplement piscicole est abondant, dominé par deux Percidés (*Lucioperca lucioperca*, *Perca fluviatilis*), les Poissons-chats (*Ictalurus melas*) et les Gardons (*Rutilus rutilus*). Les Percidés se reproduisent vers la mi-avril chaque année, quand la température atteint 11°C . Les oeufs éclosent quatorze jours après en moyenne. La reproduction des Gardons se situe plus tardivement pendant la première quinzaine de juin dans une eau à $16-20^\circ\text{C}$. Celle des Poissons-chats est la plus tardive et ne s'effectue que si la température atteint 21°C en juillet. Ainsi, la pression de prédation exercée sur le peuplement zooplanctonique par les alevins est toujours importante d'avril à juillet-août à Créteil ; elle diminue ensuite quand les alevins acquièrent progressivement un régime alimentaire plus varié (BOËT, 1981) ; GERDEAUX et MELHAOUÏ, comm. pers.). Les Gardons (qui certaines années forment des populations très abondantes à Créteil) restent toutefois consommateurs de plancton toute leur vie.

En 1980, des conditions très favorables ont permis une reproduction des Percidés (Sandre et Perche) exceptionnelle tant par son abondance que par le synchronisme des éclosions (GERDEAUX, 1984). Ce caractère exceptionnel d'abondance se traduit par un taux de capture des alevins en automne 1980 près de 100 fois supérieur à ceux des deux années précédentes. Le nombre d'alevins de Percidés présents dans le lac à la fin d'avril, au moment de la reproduction, devait être considérable (1).

(1) Nous remercions chaleureusement Daniel GERDEAUX pour les informations sur les poissons qu'il nous a communiquées.

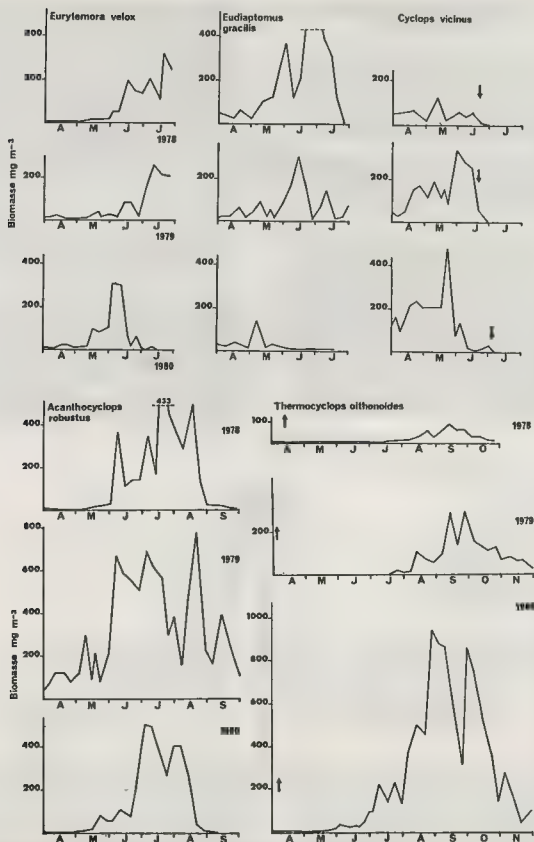


FIG 4. — Biomasses des Calanoides et des Cyclopoides du lac de Créteil de 1978 à 1980 pendant la période d'abondance annuelle maximale d'*A. euvini* (les flèches indiquent le moment de la mise en diapause de *C. vicinus* et de la levée de diapause de *Th. oithonoides*).

4 — LE PROBLÈME DU PARTAGE DES RESSOURCES

Les successions saisonnières des différentes espèces algales se traduisent par des fluctuations marquées de leur abondance et de leur biomasse : c'est une caractéristique des milieux peu profonds tel le lac de Créteil. Ces fluctuations sont également dues à la prédation par le zooplancton qui, en exploitant les pics algaux, contribue au déroulement des successions (GARNIER et LESCHER-MOUTOUÉ, 1984).

Les maximums d'abondance des groupes ou des espèces zooplanctoniques se succèdent ainsi : Bosmines, *Filinia*, Copépodes, Rotifères, Cladocères, Copépodes, en 1978 ; Rotifères, Bosmines, Copépodes, Cladocères, Copépodes en 1979 ; Bosmines, Copépodes et Cladocères, Rotifères en 1980.

Le cas des Copépodes est particulièrement exemplaire à cet égard. Les périodes de reproduction maximale des divers grands Calanoides herbivores présentent un décalage temporel : *Eurytemora velox* se développe en été lorsque décline la population printanière d'*Eudiaptomus gracilis*, puis disparaît en automne alors que s'accroissent les effectifs d'*E. gracilis* qui présente alors une seconde période d'activité reproductrice. Chez les Cyclopides, l'ordre d'apparition est immuable : *C. vicinus*, *A. robustus*, *Th. oithonoides* (accompagné parfois par *Th. crassus*). Dans tous les cas, l'augmentation des effectifs d'une espèce correspond au déclin de l'espèce qui la précède. Cependant, si l'ordre d'apparition est bien immuable, on observe parfois d'importants décalages dans le temps, d'une année à l'autre, pour le « démarrage » des différentes populations comme cela s'est produit en 1980 pour *E. velox* et *Th. oithonoides*.

Pour l'ensemble du peuplement zooplanctonique, le chevauchement partiel ou total de certains pics d'abondance se produit uniquement lors des fortes poussées algales supérieures à 3 mg l^{-1} particulièrement en fin d'été (GARNIER et LESCHER-MOUTOUÉ, 1983). On peut penser qu'il existe pour la plupart des espèces eurythermes pérennes du lac de Créteil, en majeure partie herbivores (exploitant le nanhnos-ton) une stratégie pour le partage des ressources entraînant une réduction de la compétition. Seule espèce strictement carnivore, le Rotifère *Asplanchna girodi* se nourrit surtout de proies rotifériennes ; il ne représente qu'une faible part de la biomasse carnivore zooplanctonique. Quant aux Cyclopides, qui sont carnivores essentiellement aux derniers stades évolutifs (*C. vicinus*, *A. robustus*, *Th. oithonoides*), ils sont herbivores pendant la première partie de leur développement et sont alors soumis aux mêmes contraintes que leurs futures proies.

5 — LES MODIFICATIONS DE LA STRUCTURE DU ZOOPLANKTON SOUS L'EFFET DE LA PRÉDATION PAR LES ALEVINS

Dans un peuplement plurispécifique tel que celui de Créteil (14 espèces dominantes), les espèces de plus grande taille sont les plus exposées à la prédation par les poissons : il en est ainsi pour les Copépodes présents au printemps et en été (*E. velox*, *E. gracilis*, *C. vicinus*, *A. robustus*) et pour le Cladocère *D. cucullata* en fin d'été. Ces Crustacés sont normalement soumis à une forte pression de prédation puisque le peuplement piscicole est abondant. Mais, au printemps 1980, par suite de la reproduction exceptionnelle et synchronisée des Percidés, la pression de prédation sur le zooplancton fut encore plus

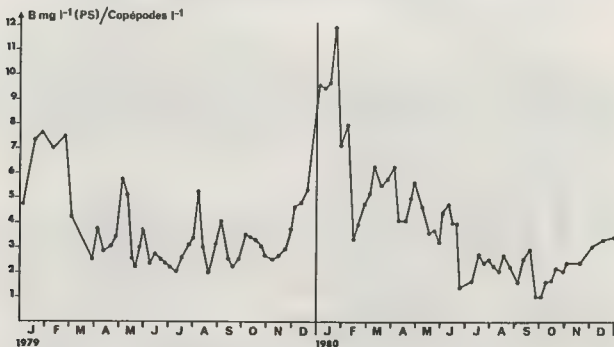


FIG. 5 — Variations annuelles du rapport entre la biomasse B (poids sec) et l'abondance N des Calanoides et des Cyclopides du lac de Créteil en 1979 et 1980.

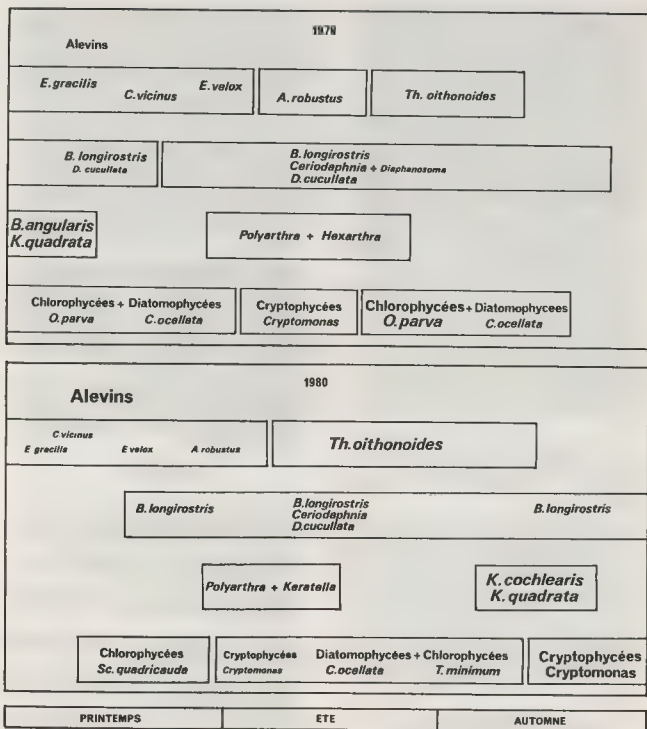


FIG. 6. — Conséquences d'un recrutement massif d'alevins au printemps 1980 sur les successions saisonnières planctoniques dans le lac de Crétien, par comparaison avec 1979 (la taille des caractères symbolise l'abondance des populations).

forte, à la fois soudaine et intense pendant les mois de mai et juin, puis s'est maintenue par la suite à un haut niveau. En effet, l'étude des régimes alimentaires des alevins de Percidés par le biais des contenus stomacaux a montré que les alevins ont un régime exclusivement zooplanctonique (Calanoides,

Cyclopides, Daphnies) jusqu'à une taille de 60 mm (3 mois). Entre 70 et 100 mm, le régime est plus diversifié, les larves et les nymphes de Chironomides étant abondamment consommées (GERDEAUX et MELHAOUI, comm. pers.).

En période de reproduction des Percidés, le zooplancton est essentiellement composé de Copépodes Calanoides et Cyclopides ; la prédation a vraisemblablement des effets d'autant plus marqués que le nombre d'individus est assez bas à ce moment (100 à 200 nauplii l⁻¹, moins de 100 copépodes et adultes l⁻¹). Les alevins chassent à vue et sélectionnent les plus grands individus ; c'est le cas des femelles de Copépodes et particulièrement des femelles ovigères (SANDSTRÖM, 1980 ; WINFIELD et TOWNSEND, 1983). L'étude de l'évolution de la sex-ratio des femelles d'*A. robustus* et de *Th. oithonoides* confirme cette observation. Chez *A. robustus*, les femelles participent ainsi pour moins de 0,1 % au total des adultes dès la fin du mois de juin 1980 alors que les années précédentes la sex-ratio était comprise entre 20 et 50 % soit des valeurs comparables à celles trouvées pour la population du lac de Teukemeer soumise aussi à une forte pression de prédation par les poissons (VIJVERBERG, 1977). Chez *Th. oithonoides*, les sex-ratio normalement voisines de 50 % peuvent atteindre 100 % lorsque la population amorçe son déclin ; on peut donc supposer que, du fait de leur taille réduite, les femelles de cette espèce échappent à la prédation sélective des poissons.

Ainsi, l'impact inhabituel des alevins en 1980 a eu pour réponse immédiate un remaniement de la structure en taille du peuplement copépodologique. En affectant la sex-ratio, il a provoqué l'élimination précoce des espèces de grande taille (*E. velox*, *E. gracilis*, *C. vicinus*, *A. robustus*). Occupant alors la place laissée libre par la disparition des autres espèces, *Th. oithonoides* dispose d'une plus grande quantité de nanoplancton que les années précédentes ce qui assure le succès des jeunes stades évolutifs. On peut aussi penser que la pression de prédation par les Invertébrés (Copépodes en particulier) sur les plus petits individus de *Th. oithonoides* s'est trouvée réduite en l'absence notamment de *A. robustus* (Figs 4 et 6).

La pression de prédation exercée tant par les alevins que par les Invertébrés prédateurs sur les Cladocères (dominés par les Bosmines) ne paraît être qu'assez faible ; elle a vraisemblablement peu varié d'une année à l'autre, ce qui expliquerait la relative stabilité de leur évolution annuelle (en particulier en 1980).

En revanche, les remaniements observés dans la structure du peuplement de Copépodes ont probablement entraîné, en partie au moins, une restructuration du peuplement de Rotifères. L'accroissement par rapport à 1978 des effectifs des stades carnivores des Cyclopides et leur étalement sur toute la période estivale en 1979, amplifiés en 1980, a limité le développement des Rotifères iloriqués (*Hexarthra Polarthra*) ; ils ont été maintenus à un faible niveau d'abondance en été 1978 et 1980 par leurs prédateurs (WILLIAMSON, 1983). Le pic de *Keratella* apparaît en effet à l'automne 1980 après la disparition des *Th. oithonoides* et en l'absence de Crustacés compétiteurs (il en est de même pour le pic printanier de 1979). L'abondance des *K. cochlearis* à cette époque est à relier à l'accroissement des Cryptophycées (Figs 2 et 6).

6 — RÉPERCUSSIONS SUR LE PHYTOPLANCTON

Ces réactions en chaîne ont nécessairement eu des répercussions sur la structure du phytoplancton. Il paraît vraisemblable que le brouillage du zooplancton sur les Cryptophycées n'a pas permis à celles-ci de former une abondante population durant l'été 1980 où elle est remplacée par la Chlorophycée *Tetradion minimum* et la Diatomée *Cyclotella ocellata*.

A la fin du mois de septembre, le stock algal est relative-

ment bas, les populations crustacéennes déclinent. A cette époque, les conditions de lumière et de température encore favorables (la température de l'eau en surface est de 19°C au début du mois d'octobre 1980 contre 17°C en 1979) entraînent la reprise d'activité algale et, en particulier, le développement des *Cryptomonas*. En outre, on peut penser qu'une consommation par le zooplancton d'espèces plus petites a pu favoriser le développement de ces *Cryptomonas* des plus grande taille qui constituaient alors l'inoculum (Fig. 6).

Il est évident que la dérive de la composition du peuplement algal en 1980 par rapport à 1979, si elle peut partiellement s'expliquer par le brouillage, dépend également des conditions physico-chimiques. En effet, les producteurs primaires font preuve d'une grande réactivité aux modifications de l'environnement. Cette dérive pourrait donc correspondre à une évolution à plus long terme de cet écosystème encore jeune : en terme de stratégie d'écosystème, la stabilisation d'un système s'effectue souvent par une augmentation de la taille des cellules et une plus grande complexité des cycles saisonniers.

En conclusion, il est bien connu que l'introduction d'une nouvelle espèce de poisson dans un lac (BROOKS et DODSON, 1965) ou l'accroissement de la charge en poissons pratiqué dans les étangs (HRBACEK, 1977) provoque une restructuration du peuplement planctonique (réf. in POURRIOT *et al.*, 1982). Nos résultats prouvent que dans un lac normalement soumis à une pression de prédation, l'apport massif d'alevins est à l'origine de modifications saisonnières et annuelles de la structure du zooplancton.

Une telle pression de prédation est surtout vernalle en régions tempérées, à une époque primordiale pour le développement du plancton. Elle exerce sans doute un contrôle décisif de la dynamique des peuplements zooplanctonique et phytoplanctonique par le canal du réseau alimentaire et le jeu des réponses adaptatives.

RÉFÉRENCES

- BOET Ph., 1981. — Eléments d'écologie du Poisson-Chat *Ictalurus melas* (Rafinesque, 1820) du lac de Crèteil. Structure et dynamique de la population. Exploitation des ressources alimentaires et production. Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, 123 p.
- BROOKS, J.L. et DODSON S.I., 1965. — Predation, body-size, and composition of plankton. *Science*, 150, 28-35.
- CARDINAL C., 1981. — Composition, évolution et structure des populations phytoplanctoniques du lac de Crèteil (Val-de-Marne) abordées sous différents aspects. Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, 127 p.
- CARDINAL C. et GARNIER J., 1980. — Structure, évolution et production du phytoplancton du lac de Crèteil. Actes 25e Congrès nat. A.F.L., Paris, 147-156.
- GARNIER J., 1982. — Production primaire d'une sablière (lac de Crèteil, Val-de-Marne). Étude de certains facteurs de contrôle. Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, 127 p.
- GARNIER J., 1983. — Production phytoplanctonique dans un lac de sablière (lac de Crèteil, France). *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, 4, 4, 115-129.
- GARNIER J. et LESCHER-MOUTOUË F., 1984. — Successions saisonnières phyto-zooplanctoniques dans un écosystème lacustre peu profond (lac de Crèteil, France). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22, 996-1002.
- GARREAU D., 1982. — Dynamique des populations de Rotifères planctoniques du lac de Crèteil. Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, 144 p.
- GERDEAUX D., 1984. — Evolution des populations de Gardon et de Sandre dans le lac de Crèteil de 1978 à 1982. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 (sous presse).

- HRBACEK J., 1962. — Species composition and the amount of the zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpr. Cesk. Akad. ved.*, 72, p. 1-116.
- HRBACEK J., 1977. — Competition and predation in relation to species composition of freshwater zooplankton, mainly Cladocera. In: *Aquatic microbiol. communities*, ed. J. CAIRNS Jr., GARLAND Publ., N.Y., p. 306-353.
- HRBACEK J. et NOVOTNA-DVORAKOVA M., 1965. — Plankton of four backwaters related to their size and fish stock. *Rozpr. Cesk. Akad. Ved.*, 75, p. 1-64.
- HUTCHINSON G.E., 1967. — A treatise on limnology. Vol. II Introduction to lake biology and the limnoplankton. J. WILEY and Sons, Inc., 1115 p.
- LACROIX G. et LESCHER-MOUTOUÉ F., 1984. — Diapause des Cyclopides d'un écosystème lacustre peu profond (lac de Crèteil, France). *Annals Limnol.*, 3, 20, 3, 183-192.
- LANGELAND A., 1978. — Effect of fish (*Salvelinus alpinus*, arctic char) predation on the zooplankton in ten Norwegian lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20, 2065-2069.
- LESCHER-MOUTOUÉ F., 1984. — Structure, biomasse et production des Copépodes Calanoides d'un écosystème lacustre peu profond (lac de Crèteil, France). *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 5, 2, 91-108.
- LESCHER-MOUTOUÉ F. et BERTRAND J.Y., 1980. — Variations saisonnières des Crustacés planctoniques du lac de Crèteil (France). Actes 25e Congrès nat. A.F.L., Paris, 157-169.
- POURRIOT R., CAPBLANCO J., CHAMP P. et MEYER J.A., 1982. — Ecologie du plancton des eaux continentales. Collection d'écologie, 16. MASSON Ed., Paris, 198 p.
- RAVERA O., 1980. — Effects of eutrophication on zooplankton. *Prog. Wat. Tech.*, Norway, 12, 141-159.
- SANDSTROM O., 1980. — Selective feeding by Baltic herring. *Hydrobiologia*, 69, 3, 199-207.
- TÊSTARD P., 1983. — Le lac de Crèteil (région parisienne), un lac de sablière peu profond. In «Ecosystèmes limniques», éd. M. LAMOTTE et F. BOURLIÈRE, MASSON, Paris, 113-159.
- VIJVERBERG J., 1977. — Population structure, life histories and abundances of Copepods in Tjeukemeer, the Netherlands. *Fresh Biol.*, 7, 579-597.
- WILLIAMSON C.E., 1983. — Invertebrate predation on planktonic rotifers. *Hydrobiologia*, 104, 385-396.
- WINFIELD I.J. et TOWNSEND C.R., 1983. — The cost of Copepod reproduction : increased susceptibility to fish predation. *Oecologia*, 60, 3, 406-411.

MODES D'EXPLOITATION ET DE PARTAGE DES RESSOURCES ALIMENTAIRES DANS LE SYSTÈME SAPROPHAGE PAR LES MICROARTHROPODES DU SOL (*)

par Guy VANNIER

E.R. 204 du C.N.R.S., Laboratoire d'Écologie du Muséum National,
4, avenue du Petit Château — 91800 BRUNOY, France

MOTS-CLÉS : Système saprophage - Collembola - Acarina - Ressources alimentaires - Régime alimentaire - Partage de la nourriture - Compétition.

KEY-WORDS : Saprophagous system - Collembola - Acarina - Food resources - Alimentary diet - Food partitioning - Competition

RÉSUMÉ

Le but de ce travail est de montrer que les espèces de Microarthropodes du système saprophage obéissent à des règles de partage des ressources alimentaires aussi strictes que celles qui sont respectées dans le système herbivore.

Cinq règles de partage des ressources alimentaires ont été illustrées à l'aide d'exemples pris principalement chez les Collembolans et les Acariens vivant dans le sol au contact de la matière organique morte et de la microflore.

1 — Les espèces ont accès à la même quantité de nourriture et la partagent selon des proportions bien définies.

2 — Les espèces prennent la même nourriture, mais leur pouvoir d'assimilation diffère au niveau de leur tube digestif.

3 — Les espèces exploitent des ressources nutritives distinctes en fonction de leurs adaptations morphologiques et physiologiques.

4 — Les espèces opèrent un choix trophique sélectif pour assurer le développement optimal des jeunes individus.

5 — Dans une même population, jeunes et adultes entrent en compétition pour accéder à la même source de nourriture.

Ces différentes modalités de partages mises en oeuvre par les espèces animales pour réduire la concurrence trophique dans les couches du sol vérifient la théorie générale en écologie qui suggère, dans son principe d'exclusion compétitive, que les espèces ne peuvent coexister si elles recherchent le même type de nourriture.

La théorie du partage des ressources alimentaires suscite des débats passionnés en écologie du sol. Une opinion contraire est exposée à la fin de cet article, de manière à permettre au lecteur de se faire une idée plus complète sur le sujet.

INTRODUCTION

La surface du sol est constamment enrichie de produits

SUMMARY

Modes of Exploitation and Partitioning of Food Resources by Soil Microarthropods in the Saprophagous System

The main aim of this study is to demonstrate that microarthropod species in the saprophagous system obey food resource partitioning principles that are just as strict as those operating within the herbivorous system.

Five food resource partitioning principles have been demonstrated on basis of examples taken primarily from collembolans and acarians living in the soil in contact with dead organic matter and with the microflora:

1 — The species concerned have access to the same quantity of food, which is partitioned in well-defined proportions.

2 — Each species takes in the same food, but there are species-specific differences in assimilation capacity at the level of the digestive tract.

3 — Each species exploits the available nutrient resources according to its particular morphological and physiological adaptations.

4 — Each species exhibits trophic selectivity to ensure optimal development of immature stages.

5 — Within a given population, there is competition between immature and adult stages for access to a common food source.

The different partitioning conditions followed by individual species, resulting in reduction of competition for food in the soil strata, confirm the general ecological theory encapsulated in the principle of competitive exclusion, that species cannot coexist while sharing the same food resources.

The theory of food resources partitioning is a much debated question in soil ecology. A controversial view is given at the end of the present study, so that the reader may form a clearer opinion on the subject.

végétaux morts ; les animaux y ajoutent les déchets de leur métabolisme ainsi que leurs cadavres ; en profondeur les racines des végétaux autotrophes produisent également d'importantes quantités de matière organique. Tous ces détritiques organiques, résidus de la vie des plantes et des animaux forment la litière du sol (plusieurs tonnes par hectare et par an) qui, sans l'intervention des décomposeurs ne cesserait de s'accumuler tout en provoquant la stagnation des élé-

(*) Ce travail a été en partie financé par l'ASP « Milieu rural » du P.I.R.E.N.-C.N.R.S. dans le cadre du programme « Conséquences des monocultures de résineux et alternatives possibles ». Groupe faune des litières (n° de Centre de dépense : 956214).

ments nutritifs indispensables au développement des végétaux supérieurs.

Les décomposeurs forment la base du système **saprophage** dans tout écosystème; ils sont représentés par les microorganismes (Bactéries et Champignons) et de nombreux invertébrés qui les accompagnent; leur rôle essentiel, à plus ou moins long terme, est de minéraliser toute la matière organique morte qui a été édifée par les producteurs (végétaux autotrophes) et par les consommateurs (animaux herbivores et carnivores).

L'importance du système saprophage comme voie de passage obligatoire de toute la matière organique produite dans un écosystème est particulièrement mise en évidence par le modèle simplifié de l'organisation des réseaux trophiques proposé par HEAL et MACLEAN en 1975 (Fig. 1).

Dans chaque écosystème, il existe deux grands systèmes trophiques : un **système herbivore** se développant aux dépens des tissus vivants des végétaux chlorophylliens et un **système saprophage** qui est basé sur la matière organique morte. Chacun de ces systèmes est contrôlé par deux ensembles hiérarchisés de prédateurs, lesquels d'ailleurs peuvent être interchangeables si l'acte de prédation n'est pas uniquement monophage.

Si le système herbivore est biophagique à sa base, le système saprophage repose sur la matière organique morte sans effet direct sur le taux d'énergie qui entre dans le système (quoiqu'à long terme on peut enregistrer des effets sur la production primaire, comme par exemple, un ralentissement de la minéralisation au bénéfice d'un stockage de la matière organique)

Dans le système herbivore, l'énergie contenue dans les molécules organiques a deux destinées possibles : elle peut être respirée avec dégagement de CO_2 , être dissipée sous forme de chaleur, ou bien elle peut passer dans le système saprophage. Le système saprophage est donc continuellement approvisionné en énergie par le système herbivore et si l'écosystème est en équilibre, l'énergie absorbée n'a qu'une seule voie pour être libérée, c'est-à-dire à travers la respiration. Ainsi par sa faculté à recycler sa propre matière à travers le pool de la matière morte, on peut dire que le système saprophage est conservateur de l'énergie.

Dans le système saprophage, la totalité de la matière organique passe à travers le premier niveau de consommation; 90 % sont prélevés par les microorganismes et 10 % sont absorbés par les animaux saprophages parmi lesquels chaque groupe d'invertébrés compte plusieurs milliers de représentants; les plus nombreux sont les Protozoaires, les Nématodes, les Oligochètes, les Microarthropodes qui rassemblent essentiellement les Acariens et les Collembolles et les larves d'Insectes supérieurs (REICHLÉ, 1977).

La pédofaune développe avec la microflore du sol des relations complexes synergétiques ou antagonistes et les vocables **saprophages** ou **détritivores** désignent les animaux se nourrissant de matière végétale en état de décomposition; le terme **saprophytes** s'adresse plus spécifiquement aux représentants de la microflore qui vivent réellement aux dépens de la matière organique morte; le terme **nécropages** étant réservé aux animaux se nourrissant de cadavres animaux, celui de **coprophages** concerne les animaux absorbant des déjections animales.

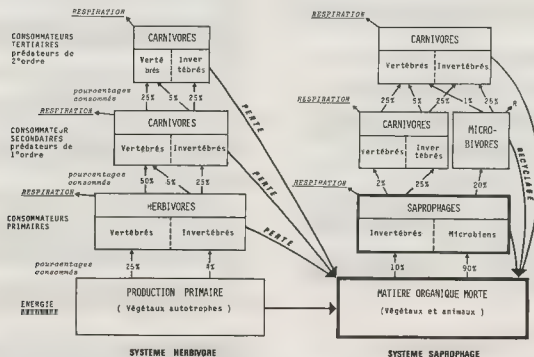


FIG. 1. — Schéma de l'organisation des réseaux trophiques dans un écosystème terrestre, d'après HEAL et MACLEAN (1975) modifié

Toutes les matières organiques en décomposition contiennent de nombreux germes microbiens et les animaux du sol sont autant intéressés par les produits de l'activité microbiologique que par les organismes eux-mêmes. On désignera alors les animaux saprophages selon l'élément dominant de leur régime alimentaire : **organophages** pour les mangeurs de débris organiques ; **géophages** pour les mangeurs de terre ou d'argile ; **mycophages** ou ses équivalents **mycétophages** et **longivores** pour les mangeurs de champignons ; **bactériophages** pour les mangeurs de bactéries (les auteurs anglosaxons utilisent le terme **microbivores** pour désigner les animaux se nourrissant de microorganismes *sensu lato*). Rappelons que les mangeurs d'Algues ou **phytophages** et de pollen ou **pollinivores** ne peuvent être considérés comme faisant partie du système saprophage. Pour plus de détails sur la terminologie des régimes alimentaires dans le règne animal, on consultera avec profit la liste complète des qualificatifs et leur étymologie établie par de LUCA et ROY (1983).

SWIFT *et al.* (1979) ont voulu mettre plus de clarté dans cette terminologie qu'ils jugent trop confuse. Les suffixes **-vores** ou **-phages** impliquent que les organismes absorbent directement les particules alimentaires alors que nombre d'entre eux, comme les Champignons, les Bactéries, les Protozoaires procèdent par digestion externe. Le suffixe **-trophes** est plus approprié puisqu'il ne préjuge pas de la méthode utilisée pour exploiter les ressources alimentaires du milieu ; exemples : **nécrotrophes**, **biotrophes**, **saprotrophes** etc.

Les liens trophiques qui unissent les Microarthropodes à la microflore du sol peuvent être révélés par une expérience simple de terrain qui utilise le principe bien connu des microbiologistes de la relance de l'activité microbienne sous l'effet d'un dessèchement du sol suivi d'une rhéumatisation progressive. L'expérience a consisté à étudier le retour des Acariens et des Collembolles sur des échantillons de sol (5 X 5 cm) ayant subi au préalable un dessèchement à 60°C (KILBERTUS *et al.*, 1976 ; VANNIER, 1979, 1980). Après 8 jours d'incubation dans leur emplacement d'origine (rendzine forestière en Ile de France), les échantillons ainsi traités ont été ensuite contrôlés chaque semaine pendant 1 mois et comparés à des échantillons témoins prélevés dans le milieu naturel. Au cours des quatre semaines d'observation, on a constaté un développement important de la microflore bactérienne (surtout composée d'Actinomycètes, d'*Arthrobacter*, de *Xanthomonas* et de *Bacillus cereus*) avec successivement 4, 13, 24, 16 fois plus de Bactéries dans les échantillons traités que dans les témoins (Fig. 2). Il faut ajouter à cette forte relance de l'activité bactérienne, le développement de six espèces de Champignons parmi lesquelles *Trichoderma viride*, *Penicillium funiculosum*, *Cephalosporium* sp., *Doratomyces stemtonitis* et *Oidiendron rhodogenum*. Au développement maximal de la microflore au troisième contrôle a coïncidé le retour le plus important des Collembolles Symphléones avec 12,5 fois plus d'individus dans les échantillons traités que dans les échantillons témoins, et 4,3 fois plus de Collembolles Arthropéones alors que les Acariens Mésostigmates atteignaient leur maximum d'affluence dès le deuxième contrôle. En revanche les Acariens Oribates n'ont pas été beaucoup attirés par le développement de la microflore totale dans ce type de sol.

D'autres expériences basées sur le même principe de la recolonisation de milieux riches en matière organique, telles que par exemple les feuilles mortes d'un arbre tropical (*Eperua falcata*) de Guyane Française, ont également montré que les Microarthropodes du sol, en particulier les Collembolles Isotomides, rejoignaient en plus grand nombre les échantillons de feuilles dont la surface des fragments était comprise entre 1 cm² et 1 mm², et sur lesquels Bactéries et Champignons se développaient le plus activement (KILBERTUS et VANNIER, 1983).

Malgré les énormes quantités de matière organique morte

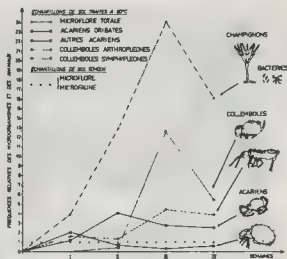


FIG. 2. — Résultats d'une expérience *in situ* de recolonisation simultanée par les microarthropodes saprophages et les microorganismes sur des échantillons de sol préalablement décaunés à 60°C, d'après KILBERTUS, VANNIER et VERDIER (1976), modifié.

produite chaque année (3 à 4 tonnes/hectare de feuilles dans une chênaie européenne, 7 à 8 tonnes/hectare de feuilles en forêt tropicale amazonienne), il n'existe pas d'excès de ressources alimentaires dans le sol lorsque l'écosystème est en équilibre. En effet, si la destruction des éléments figurés de la matière organique est plus ou moins longue selon le type de sol, on n'assiste qu'exceptionnellement à des accumulations de litières dans les forêts. Cette constatation implique que les espèces animales du sol occupent des niches écologiques différentes pour coexister et accomplir une fonction précise dans les rouages des mécanismes de la biogégradation.

L'écologiste est alors conduit à rechercher des différences dans les modes de nourriture et les conditions de vie entre les espèces partageant les mêmes biotopes. MACMILLAN (1975) en se référant aux travaux de DE BACH (1966) et SLOBODKIN *et al.* (1967) rappelle que, dans son principe d'exclusion compétitive, la théorie générale en écologie suggère que les espèces ne peuvent coexister si elles ont un régime alimentaire identique.

Si la règle du partage des ressources alimentaires s'applique facilement aux espèces animales appartenant au système herbivore, en revanche elle est moins évidente pour les espèces qui composent le système saprophage, à l'exception des prédateurs et des parasites. La tâche de l'écologiste du sol est immense quand on songe aux milliers d'espèces représentées par des millions d'individus qui peuplent tous les milieux édaphiques, à titre d'exemple rappelons que PONGE *et al.* (1985) a recensé 44 espèces de Collembolles en prospectant les couches supérieures d'un sol brun calcaire à l'aide d'une sonde pédologique de 5 cm de diamètre sur une épaisseur de 8 cm dans une charmaie à Brunoy (Essonne) et que CANCILA DA FONSECA *et al.* (1967) ont inventorié 36 espèces d'Acariens Oribates sur le même site forestier.

Depuis une décennie, un grand nombre d'articles consacrés aux régimes alimentaires des animaux du sol est apparu dans la littérature spécialisée, mais peu d'entre eux ont eu pour but avoué d'expliquer la coexistence des espèces par le partage des ressources trophiques dans leur milieu. La grande majorité des travaux a plutôt mis l'accent sur la présence active de la pédofaune dans les processus de décomposition de la matière organique. Dans cette optique, on lira

avec profit la synthèse de CANCELA DA FONSECA et POINSOT (1983) relative aux Microarthropodes. Notre propos est de montrer que les espèces de Microarthropodes du système saprophage obéissent à des règles de partage des ressources alimentaires aussi strictes que celles qui sont respectées dans le système herbivore. A l'aide d'exemple pris principalement chez les Collembolles et les Acariens nous examinerons successivement cinq règles de partage faisant appel à des modalités différentes.

I — LES ESPÈCES ONT ACCÈS À LA MÊME QUANTITÉ DE NOURRITURE ET LA PARTAGENT SELON DES PROPORTIONS BIEN DÉFINIES

Lorsque plusieurs espèces occupent le même biotope et ont accès aux mêmes ressources trophiques, il s'instaure un consensus qui permet à chacune d'entre elles de prendre sa part (1).

Dans la littérature de zoologie du sol, les exemples de partage de la nourriture selon des proportions définies sont les plus nombreux ; nous en avons relevé trois qui nous sont apparus particulièrement significatifs :

1 — Trois espèces de Collembolles, *Orchesella flavescens*, *Tomocerus minor*, *Tomocerus longicornis*, vivant dans la litière d'un taillis de noisetiers dans le Kent (Grande-Bretagne) respectent une règle de partage de la nourriture qu'ANDERSON et HEALEY (1972) ont étudié au cours d'un cycle annuel.

L'inventaire des tubes digestifs (technique de filtration de MACMILLAN et HEALEY, 1971) des trois espèces a révélé des différences significatives entre le nombre des particules absorbées et leur teneur en matière fongique. Le recensement du nombre de particules ingérées dont la taille est supérieure à 10 µm a donné les résultats suivants : *Orchesella flavescens* (350 individus examinés) : 3.605 particules dont 9,2 % de Champignons ; *Tomocerus minor* (525 individus examinés) : 8.485 particules dont 38,7 % de Champignons ; *Tomocerus longicornis* (200 individus examinés) : 5.790 particules dont 46 % de Champignons.

Orchesella flavescens absorbe surtout des éléments fongiques allongés (50 à 150 µm) qui sont pour l'essentiel des Conidiophores de Dématés Hyphomycètes (*Claria* et *Endo-fragmatia*), et du matériel végétal dont les éléments cellulaires sont encore figurés.

Tomocerus minor absorbe de plus grandes quantités de Champignons où les conidiophores de Dématés sont moins fréquents que dans le tube digestif de l'espèce précédente. Cependant le matériel végétal est dans un état de dégradation plus avancé avec des fragments brun-foncés.

Tomocerus longicornis ingère des quantités de champignons significativement plus importantes que *Tomocerus minor*, ce qui laisserait supposer que ces deux espèces exploitent la même source nutritive à des degrés différents. *Tomocerus longicornis* est un Collemboule qui peut atteindre une taille de 8 mm et il est capable d'absorber des fragments fongiques de plus gros calibre que *Tomocerus minor* espèce de taille moyenne n'excédant pas 4 mm. ANDERSON et HEALEY ont estimé n'avoir pas assez de données pour établir une corrélation significative entre la taille des Collembolles et la grosseur des particules ingérées. L'hypothèse est cependant vraisemblable puisque le partage du même stock de nourri-

ture par des espèces de différentes tailles a déjà été signalé dans le domaine marin par CROKER (1967) en montrant que des grandes espèces d'Amphipodes intertidales se nourrissaient des plus grosses particules alimentaires, alors que les petites espèces prenaient les plus fines.

2 — Trois espèces de Collembolles, *Onychiurus armatus*, *Onychiurus furcifer* et *Tullbergia callipygos* vivent dans le sol à la périphérie des nids d'une fourmi (*Formica rufa*) peuplant un taillis mixte de hêtres et de noisetiers dans la région de Canterbury (Grande-Bretagne).

MACMILLAN (1975) a observé le contenu digestif des trois espèces de Collembolles (technique de filtration de MACMILLAN et HEALEY, 1971) qu'il a comparé au contenu de petits capillaires de verre semblables en taille et en volume au corps d'un Onychiuridae moyen. Les capillaires de verre avaient été enfoncés au hasard dans le sol où vivent les trois espèces de Collembolles et ont joué le rôle de « tubes digestifs artificiels » se remplissant de matière édaphique sans opérer de choix.

Les composantes majeures du régime alimentaire ont été réparties en trois fractions :

Onychiurus armatus ; végétaux : 55,0 % ; Champignons : 16,5 % ; minéraux : 28,3 %

Onychiurus furcifer ; végétaux : 50,7 % ; Champignons : 9,8 % ; minéraux : 39,4 %

Tullbergia callipygos ; végétaux : 50,0 % ; Champignons : 5,5 % ; minéraux : 44,5 %

Tubes digestifs artificiels : végétaux : 66,6 % ; Champignons : 7,2 % ; minéraux : 26,0

Des différences significatives existent entre les contenus des tubes digestifs des trois espèces de Collembolles et celui des capillaires de verre démontrant que les animaux font une sélection des matériaux qu'ils ingèrent. Il est néanmoins surprenant de constater que les tubes digestifs des animaux contiennent plus de minéraux que les tubes capillaires de verre.

Si les trois espèces prennent sensiblement la même quantité de matériel végétal, en revanche elles exploitent les champignons du sol et la masse minérale à des degrés différents. Cette matière minérale est principalement constituée d'aggrégats argileux qui renferment des colonies bactériennes (ARPIN *et al.*, 1980). *Onychiurus armatus* est une espèce dominante dans le site prospecté par MACMILLAN et *Onychiurus furcifer* et *Tullbergia callipygos* peuvent être considérées comme des espèces « fugitives » coexistant avec l'espèce la plus abondante et partageant les mêmes ressources alimentaires. On entend par espèces « fugitives », les espèces qui disparaissent à un endroit donné à la suite d'une forte compétition et peuvent se développer à un autre endroit lorsqu'une nouvelle niche écologique est disponible. Le sol est formé d'une mosaïque de microhabitats indépendants les uns des autres avec leurs ressources alimentaires propres et se prête aisément au maintien des espèces dominées.

3 — Deux espèces de Collembolles appartenant au même genre, *Tomocerus minor* épigée vivant dans la litière d'une hêtraie, *Tomocerus problematicus* cavernicole stricte peuplant les profondeurs du réseau karstique, se côtoient à l'intérieur de la grotte de Sainte-Catherine (Pyrénées ariégeoises) à un endroit proche de l'entrée (-30 m de dénivellation) qui est la profondeur maximale atteinte par l'espèce de surface, et la limite supérieure de biotope fréquenté par l'espèce souterraine.

L'examen du contenu intestinal et des fèces (techniques des coupes fines examinées en microscopie électronique) a été effectué sur plus de 50 individus de chaque espèce récoltée dans la zone de

(1) Dans le cadre d'un partage des ressources alimentaires, un consensus ne signifie pas que la compétition interspécifique n'existe plus (LEBRUN, 1984 in litt.).

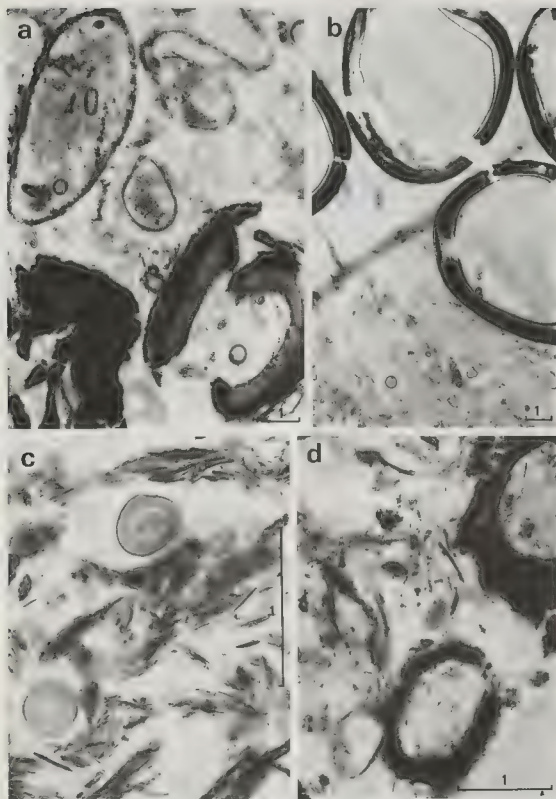


FIG 3 - Observation en microscopie électronique à transmission du contenu digestif de deux espèces de Collembolés vivant sur le même site à l'intérieur d'une grotte arégeoise. En haut *Tomocerus minor*, a - présence de résidus fongiques et de bactéries, b - présence de nombreuses basidiospores vides de leur cytoplasme. En bas *Tomocerus problematicus*, c - présence de nombreux feuillets d'argile et de bacillénés, d - présence de spores à parois fortement dégradées (échelles en micromètres), d'après KILBERTUS et VANNIER (1981)

contact à l'intérieur de la grotte (KILBERTUS et VANNIER, 1981).

A la limite des conditions de vie épigée, *Tomocerus minor* conserve ses habitudes alimentaires en ingérant des spores, du mycélium et du matériel végétal d'origine foliaire, comme les individus qui vivent à l'extérieur de la grotte (Fig. 3 a). Les spores ont une ultrastructure pariétale qui rappelle celles des Basidiomycètes et sont toutes vidées de leur contenu cytoplasmique (Fig. 3 b). Les fèces renferment des fragments végétaux qui se mêlent au substrat argileux provoquant ainsi une invasion secondaire de microorganismes.

Le contenu intestinal de *Tomocerus problematicus* diffère profondément de celui de *Tomocerus minor*, car on note la présence de nombreux feuillets d'argile auxquels sont associées des bactéries (Fig. 3 c); par ailleurs, les spores fongiques apparaissent déchiquetées et très osmiphiles avec des parois fortement dégradées (Fig. 3 d). Tous ces éléments sont entourés par des fibrilles plus ou moins allongées d'origine végétale. Les fèces offrent la même physiologie avec cependant des repousses fongiques secondaires. Les enveloppes spirales déchiquetées peuvent correspondre à un remanient mécanique des spores délaissées par *Tomocerus minor*. On peut admettre que les deux espèces exploitent les Champignons Basidiomycètes de leur biotope commun sans entrer directement en concurrence. C'est certainement la géophagie qui distingue le plus les deux espèces de Collemboles et qui leur permet de cohabiter sans entrer en compétition pour la quête de nourriture.

La tendance à la géophagie de l'espèce troglobie, *Tomocerus problematicus*, par rapport à l'espèce liticole, *Tomocerus minor* a été vérifiée en soumettant alternativement les animaux à un régime alimentaire avec ou sans présence d'argile. L'expérience a porté sur 10 exemplaires de chaque espèce et a duré près de 5 mois; elle a consisté à surveiller le poids de chaque individu et à contrôler périodiquement le contenu digestif d'un animal pris au hasard dans chaque lot.

Les résultats des mesures pondérales sont rassemblés dans le tableau I. Au cours de la première période (A), les deux espèces placées sur argile avec de la nourriture (30 milligrammes de superlevure par individu) ont gagné du poids; 6,9 % chez *Tomocerus minor* et 15,6 % chez *Tomocerus problematicus*; le contrôle des contenus digestifs a montré que l'espèce cavernicole a absorbé de grandes quantités d'argile, alors que l'espèce épigée s'est nourrie uniquement de levures. Au cours de la deuxième séquence (B), les espèces ont été privées de nourriture; *Tomocerus minor* a accusé une forte diminution de poids et son excédent n'est plus que de 1,6 %; *Tomocerus problematicus* a maintenu son poids au même niveau que précédemment ($\pm 15,3$ %). Au cours de la troisième période (C) les animaux ont à nouveau reçu de la nourriture; *Tomocerus minor* a continué à décliner et le taux de mortalité a atteint 83 %; *Tomocerus problematicus* a toujours maintenu son poids au même niveau ($\pm 16,1$ %). Au cours de la quatrième période (D), l'espèce cavernicole a vécu sur un milieu holorganique sans argile et son poids a rapidement diminué ($- 8,8$ %); le contrôle du tube digestif a révélé

TABLEAU I

Évolution des biomasses chez deux espèces de Collemboles placées dans les mêmes conditions d'élevage.

Poids frais moyen (avec écart-type) après chaque période Y_A, Y_B, Y_C, etc.

Gains et pertes exprimés en pourcentages par rapport au poids frais moyen Y₀ des individus au début de l'expérience

SÉQUENCES	FIN DE LA PÉRIODE A	FIN DE LA PÉRIODE B	FIN DE LA PÉRIODE C	FIN DE LA PÉRIODE D	FIN DE LA PÉRIODE E
ESPÈCES					
<i>Tomocerus minor</i>	Y ₀ = 1,531 mg (0,237)	Y ₀ = 1,531 mg (0,237)	Y ₀ = 1,528 mg (0,102)		
n = 10	Y _A = 1,637 mg (0,248)	Y _B = 1,556 mg (0,299)	Y _C = 1,539 mg (0,180)	DISPARITION DES 10 INDIVIDUS	
	gain = 6,9 %	gain = 1,6 %	perte = 0,7 %		
<i>Tomocerus problematicus</i>	Y ₀ = 1,486 mg (0,106)	Y ₀ = 1,486 mg (0,106)	Y ₀ = 1,486 mg (0,106)	Y ₀ = 1,488 mg (0,126)	Y ₀ = 1,427 mg (0,088)
n = 10	Y _A = 1,718 mg (0,127)	Y _B = 1,713 mg (0,142)	Y _C = 1,725 mg (0,136)	Y _D = 1,596 mg (0,111)	Y _E = 1,598 mg (0,118)
	gain = 15,6 %	gain = 15,3 %	gain = 16,1 %	gain = 7,3 %	gain = 12 %

Période A : Argile et nourriture (42 jours)

Période B : Argile seule (12 jours)

Période C : Argile et nourriture (23 jours)

Période D : Nourriture seule (32 jours)

Période E : Argile et nourriture (26 jours)

que la lumière intestinale était complètement vide. Au cours de la dernière période (E), la présence d'argile a permis à *Tomocerus problematicus* de reprendre du poids, avec un gain de 12 % par rapport au poids initial.

Cette expérience de laboratoire comme les observations *in situ* confirment la géographie très marquée de *Tomocerus problematicus* et consacrent ce Collembole comme espèce exclusivement troglobie.

II — LES ESPÈCES PRENNENT LA MÊME NOURRITURE, MAIS LEUR POUVOIR D'ASSIMILATION DIFFÈRE AU NIVEAU DE LEUR TUBE DIGESTIF

Il arrive souvent que l'on ne puisse pas trouver de différences qualitatives et quantitatives dans les éléments ingérés par plusieurs espèces sympatriques et la règle de partage précédente ne semble pas applicable. Von TÖRNE (1967 a et b) a déduit de cette constatation que des espèces de Collembolles telles que *Sinella coeca*, *Proisotoma minuta* et *Hypogastura bengtsoni* bénéficiaient de l'activité enzymatique de bactéries abritées dans leur tube digestif, et qu'il existait des différences interspécifiques dans le répertoire enzymatique des bactéries symbiotiques. Chez d'autres animaux du sol comme les Nématodes, une microflore bactérienne bien déterminée est étroitement associée à chaque espèce; *Caenorhabditis elegans* est toujours accompagnée de trois bactéries définies: *Bacillus megaterium*, *Pseudomonas maltophilia* et *Flavobacterium* sp. (BRUN, 1966); c'est également le cas d'autres espèces de Nématodes libres extraites de composts horticoles et de fumiers comme *Chororhabditis oxyerca* qui abrite régulièrement les bactéries *Serratia* sp. 1, *Flavobacterium* et *Pseudomonas*; *Mesorhabditis quercophila* qui abrite le complexe bactérien *Proteus* sp., *Bacillus* sp. et *Flavobacterium* sp.; *Mesorhabditis ultima* qui abrite deux bactéries *Serratia* sp. 2 et *Bacillus* sp. (CAYROL, 1975).

La spécificité de la microflore intestinale chez les microarthropodes est une réalité qu'il faut prendre en compte si on veut comprendre l'organisation des réseaux trophiques dans le sol. ZINKLER (1971) a trouvé des différences dans l'activité des carbohydrases chez les Acariens Oribates et les Collembolles et ces différences enzymatiques permettraient à ces deux groupes zoologiques d'ingérer les mêmes particules alimentaires pour les utiliser différemment au niveau de l'assimilation. Certaines espèces d'Oribates comme *Eupelops plicatus* et des Collembolles comme *Tomocerus flavescens* et *Oncychiurus subuliginatus* possèdent des enzymes dominants comme la saccharase, la maltase et l'alpha-amylase qui leur permettent d'hydrolyser les éléments intracellulaires des algues, du mycélium fongique et des bactéries. En revanche d'autres espèces d'Oribates comme *Phthiracaracus piger* et *Nothrus silvestris* possèdent des carboxyméthylcellulase, xylanase et pectinase qui leur permettent de s'attaquer directement aux composants structuraux de la matière végétale.

La démonstration de ZINKLER montrant que certaines espèces de Collembolles sont incapables de dégrader la cellulose et la lignine peuvent expliquer les différentes quantités de nourriture ingérées par les trois espèces examinées précédemment par ANDERSON et HEALEY (1972). D'autres espèces ont recours à la coprophagie comme moyen plus efficace pour exploiter les ressources alimentaires de leur milieu. Ce phénomène a été clairement montré par REISINGER (1972) chez l'Acarien *Tyrophagus putrescentiae* qui se nourrit du Champignon *Hymenoglyphus dendryphiella vinosa* en préférant d'abord les organes sporifères, puis le mycélium à parois mélanisées. Les mélanines sont des substances difficilement biodégradables et se trouvent concentrées dans les

déjections de l'Acarien. Après que certaines bactéries se soient installées dans les déjections, celles-ci sont ingérées par l'Acarien qui après une double digestion parvient à faire éclater les structures des mélanines qui sont ensuite dispersées dans le milieu extérieur.

Le partage des ressources alimentaires au cours du transit intestinal peut être illustré par deux espèces de Collembolles vivant côte à côte dans la partie supérieure de la couche de litière dans nos forêts tempérées: *Orchesella villosa* et *Orchesella cincta* sont deux espèces réputées phycophages (JOOSE et TESTERINK, 1977) qui exploitent les algues du genre *Pleurococcus* qui recouvrent l'écorce des branches de bois mort. Des dizaines d'individus appartenant à ces deux espèces ont été simultanément capturés au même endroit, puis ont été séparés pour récolter les fèces qui ont été aussitôt fixées à l'acide osmique (KILBERTUS et VANNIER, 1979).

L'étude des déjections en microscopie électronique a transmission a révélé deux modes d'exploitation des algues. Chez *Orchesella villosa* le contenu cytoplasmique des algues a complètement disparu, alors que la paroi cellulaire est pratiquement intacte (Fig. 4 a); l'espèce absorbe également des hyphes de champignons dont certains sont encore fonctionnels (Fig. 4 b). Chez *Orchesella cincta*, le contenu cytoplasmique des algues est respecté, comme en témoigne la présence des lamelles photosynthétiques qui restent bien visibles, mais ce sont les parois cellulaires, riches en polysaccharides, qui ont été attaquées par les enzymes digestifs (Fig. 4 c); cette espèce complète son régime alimentaire en ingérant des spores fongiques dont elle doit exploiter le cytoplasme, si on en juge par les fractures qui apparaissent à leur surface (Fig. 4 d).

III — LES ESPÈCES EXPLOITENT DES RESSOURCES NUTRITIVES DISTINCTES EN FONCTION DE LEURS ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

Certaines sources trophiques ne peuvent être exploitées si les espèces animales n'ont pas développé des adaptations morphologiques et physiologiques particulières pour s'en emparer.

Avant d'être ingérées, les matières nutritives passent par le complexe buccal qui est souvent spécialisé dans une fonction mécanique précise. En effet, les pièces buccales des Collembolles et des Acariens ont des structures variées qui sont le reflet du régime alimentaire de ces deux groupes vivant côte à côte dans le sol. SWIFT *et al.* (1979) rapportent que la plupart des Collembolles mâchent leur nourriture et ont surtout développé leurs mandibules et les maxilles. Ainsi chez certaines espèces comme *Tomocerus minor*, les mandibules possèdent une plaque molaire pour broyer les éléments résistants de la matière végétale morte. Cette plaque peut disparaître chez d'autres espèces qui se contentent de mordre les parties tendres. Chez certains Collembolles, les pièces buccales sont réduites à des styles qui percent les parties végétales ou fongiques pour permettre à quelques espèces spécialisées comme *Neanura* de sucer le liquide intracellulaire.

Les Acariens Oribates montrent aussi de telles spécialisations dans la forme de leurs pièces buccales en relation avec leurs habitudes alimentaires. Ainsi, les Phthiracaridae xylophages possèdent des chélicères robustes pourvus de muscles adducteurs puissants pour creuser le bois, tandis que les Pelopsidae ont des chélicères gracieux leur permettant de prendre en compte le matériel fongique. Entre ces extrêmes, il existe toutes les formes intermédiaires parmi lesquelles se rangent les espèces brouteuses.



FIG. 4. — Observation en microscopie électronique à transmission et à balayage du contenu digestif de deux espèces sympatriques de Collemboles vivant dans la litière de forêts tempérées. *En haut* : *Orchestella villosa*, a. présence d'algues vides de leur contenu cytoplasmique, b. présence d'hyphes mycéliens dont certains sont partiellement lyssés. *En bas* : *Orchestella cincta*, c. présence d'algues vivantes avec leurs lamelles phytosynthétiques à l'intérieur du cytoplasme, mais avec leurs parois partiellement lyssées, d. présence dans les fèces de nombreuses spores dont l'enveloppe a été brisée (échelles en micromètre*), d'après KILBERTUS et VANNIER (1979), modifié.

L'anatomie du tube digestif contribue aussi à spécialiser les espèces de Microarthropodes dans une fonction trophique leur permettant d'exploiter plus efficacement les ressources nutritives du sol. Chez le Collembolite Entomobryomorpe *Tomocerus minor*, l'oesophage conduit directement les aliments dans l'intestin moyen qui reçoit les tubes de Malpighi dans sa partie distale. Chez l'Acarien Oribate *Platynothrus*, il existe des glandes proventriculaires qui débouchent à la base de l'oesophage et précèdent deux volumineuses expansions du tube digestif (caecum) avant l'accès à l'intestin moyen. Chez cette espèce d'Acariens, le transit alimentaire est plus long et plus complexe ce qui n'est pas sans conséquences sur l'efficacité du catabolisme des aliments. En effet, les Oribates à l'instar des Collembolites compactent les matières non digérées ce qui crée des conditions particulières à l'intérieur des fèces pour les microorganismes (PONGE, comm. pers.).

Au cours de leur cycle vital, l'activité nutritionnelle des espèces de Microarthropodes n'est pas permanente, elle est périodiquement interrompue à l'approche de crises physiologiques que sont les mues répétitives des insectes amétaboles (jusqu'à 37 chez le Collembolite *Orchesella cincta*, LINDENMANN 1950), et par les métamorphoses chez les Acariens (larves, protonymphes, deutonymphes, tritonymphes, adultes). On peut alors considérer que des animaux comme les Collembolites passent environ 40 à 50 % de leur vie à ne pas se nourrir (ANDERSON et HEALEY, 1972). Cette inactivité trophique qui périodiquement écarte environ la moitié des effectifs d'une population de la quête de nourriture est un argument supplémentaire pour expliquer la coexistence interspécifique et le partage des ressources alimentaires dans un endroit donné. Ainsi pendant que les individus d'une population sont en repos digestif, les individus d'une autre population peuvent avoir accès à la même source de nourriture.

Certaines espèces sensibles à des événements climatiques saisonniers comme la sécheresse ou la température (VANNIER, 1970) entrent en diapause estivale. JOOSE et TESTERINK (1977) ont observé ce phénomène dans une population du Collembolite *Orchesella cincta* dont un grand nombre d'individus possédaient un tube digestif vide au cours de plusieurs éti successifs. D'autres espèces moins résistantes comme *Tomocerus minor* quittent leur biotope devenu hostile et se réfugient dans des zones abritées plus humides (VERHOEF, 1977). Il faut donc considérer le comportement éco-physiologique des espèces (VANNIER, 1983) comme paramètre explicatif de la coexistence interspécifique et du partage des ressources trophiques, et l'exemple de la colonisation d'une bûche de bois mort par deux espèces de Collembolites (VANNIER et KILBERTUS, 1984) nous fournit l'occasion d'illustrer ce propos.

L'espace offert par des bûches de bouleau reposant sur le sol se répartit en deux zones distinctes (Fig. 5) : une zone supérieure sèche occupée par un Entomobryidae *Willowsia buski* et une zone humide en contact avec le sol habitée par un Isotomidae, *Folsomia candida*. Des analyses microbiologiques effectuées dans les deux parties des bûches colonisées par les Collembolites n'ont pas montré de différences qualitatives ni quantitatives. Par ailleurs, l'observation en microscopie électronique de coupes transversales du tube digestif des deux espèces n'a pas permis de conclure à des régimes alimentaires différents. En revanche, les diagrammes de transpiration révèlent nettement le comportement hygrophile de *Folsomia candida* et le comportement xérophile de *Willowsia buski* (Fig. 5) et traduisent l'adaptation de ces espèces à leur milieu respectif. Dans cet exemple, le partage des mêmes ressources alimentaires s'est établi de manière indirecte, en fonction des capacités physiologiques de chaque espèce à supporter les contraintes microclimatiques. A une échelle plus vaste, au niveau des grandes zones climatiques

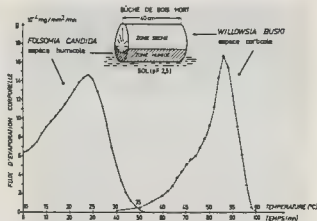


FIG. 5 — Exploitation d'une bûche de bois mort par deux espèces de Collembolites en fonction de leur résistance à la sécheresse : étude comparée de la transpiration au cours d'une augmentation continue de la température, d'après VANNIER et KILBERTUS (1984), modifiée.

sur les continents, d'autres groupes zoologiques comme les Mammifères exploitent également les ressources alimentaires de leur milieu en fonction de leurs aptitudes physiologiques.

IV — LES ESPÈCES OPÈRENT UN CHOIX TROPHIQUE POUR ASSURER LE DÉVELOPPEMENT OPTIMAL DES JEUNES INDIVIDUS

Tous les animaux ont en commun d'opérer des choix sélectifs dans le stock de nourriture consommable. KNIGHT et ANGEL (1967) ont remarqué que le Collembolite *Tomocerus flavescens* se nourrit d'hyphes de champignons dans la nature, en revanche, en captivité, à l'abri de toute concurrence interspécifique, il porte son choix sur les spores qui est un aliment généralement très convoité par d'autres espèces comme *Orchesella cincta* (KILBERTUS et VANNIER, 1979). L'Acarien *Tyrophagus putrescentiae* choisit d'abord les conidies du champignon *Dendryphiella vinosa* avant de prendre en compte les parties mélanisées (REISINGER, 1972). Des observations plus récentes effectuées par PONGE et CHARPENTIE (1981) ont montré que le Collembolite *Pseudosinella alba* préfère les spores de champignons aux hyphes et aux conidiphores. Lorsqu'un champignon sporule ce sont les spores pratiquement seules qui sont ingérées, mais lorsque le mycélium est stérile, les hyphes sont coupées en morceaux et subissent une lyse complète au cours du transit intestinal surtout lorsque les parois ne sont pas mélanisées. *Pseudosinella alba* pourrait alors partager le même biotope que *Hypogastrura tullbergi* sans entrer en concurrence trophique ; en effet la seconde espèce préfère les champignons à faible sporulation (MILLS et SINHA, 1971) comme les Dématés, alors que *Pseudosinella alba* apprécie davantage les productions sporales des Basidiomycètes. Cette exploitation des éléments fongiques par ces deux espèces relève d'une spécialisation alimentaire comme il en existe dans le système herbivore.

Tout ce qui est ingéré n'est pas totalement assimilé et parfois certains éléments peuvent se révéler toxiques. Ainsi *Tomocerus minor* dans la litière d'une Charmie consomme fréquemment trois espèces de Champignons : *Cladosporium herbarum*, *Trichoderma viride* et *Penicillium* sp. Or, lorsque le Collembolite est mis en présence des deux dernières espèces fongiques, il refuse de se nourrir et dépérit ; en revanche, il accepte volontiers la première espèce dont les hyphes sont

entièrement digérées et les spores comme les conidiophores sont réduites à leurs enveloppes où persistent encore quelques granules de mélanine (KILBERTUS et VANNIER, 1981). Les Champignons qui ne conviennent pas au Collembole sont alors convoités par d'autres Microarthropodes. *Pencilium* sp. est particulièrement consommé par l'Acarien *Oribate Belba corynopus*, et *Trichoderma viride* est surtout recherché par les stases juvéniles de l'Oribate *Damaeus clavigipes* (LUXTON, 1972).

Plus que leur quantité, la qualité des produits à consommer conduit les espèces animales à se spécialiser. La valeur nutritive de la matière organique morte et de la microflore qui lui est associée contribuent à réduire la concurrence trophique entre les espèces de microarthropodes. Deux exemples pris chez les Collemboles vont illustrer l'importance de la qualité des substances nutritives sur le développement post-embryonnaire de deux espèces :

1 — Une douzaine d'individus juvéniles de *Tomocer minor* d'un poids moyen de 0,400 mg ont été élevés séparément sur une couche d'argile (bentonite) avec comme nourriture de la litière récoltée en automne dans une forêt mixte à l'Est d'Orléans (Loiret). Le matériel foliaire de la litière était composé de feuilles de Chênes sessiles (4,5958 $\pm$ 0,094 cal/mg) et d'aiguilles de Pin sylvestre (5,0138 $\pm$ 0,121 cal/mg) qui ont été préalablement traitées à la chaleur (60°C) pendant 24 heures pour éliminer d'éventuels compétiteurs saprophages tels que Nématodes, Acariens et autres Collemboles.

Un nombre équivalent d'individus juvéniles a été placé sur de la litière pure de Chêne ou de Pin, afin de savoir si l'espèce opère un choix trophique entre les deux types de matériel foliaire.

Les conditions d'élevage ont été identiques pour tous les lots d'individus : 20°C et 100 % H.R. Chaque animal a été pesé tous les 7 jours à l'aide d'une microélectrobalance (sensibilité 0,1 microgramme) afin de tracer la courbe de croissance pondérale relative de *Tomocer minor* (Fig. 6). Pen-

dant l'expérience, le relevé hebdomadaire des individus décédés a permis de suivre l'évolution des taux de mortalité (Fig. 6).

Les individus vivant sur la litière mixte ont une croissance pondérale rapide au cours des premières semaines d'expérience et atteignent un maximum de croissance à la 5^{ème} semaine avec un gain de poids de 77 % par rapport au poids initial. La mortalité est faible et affecte seulement le tiers de l'effectif après 8 semaines d'élevage.

Les individus vivant sur la litière pure de Chêne sessile ont un taux de croissance pratiquement nul. La reprise de poids maximale n'atteint pas 6 % après 5 semaines d'expérience. La mortalité s'accroît rapidement après 2 semaines d'élevage, et 4 semaines plus tard, tous les individus ont disparu.

Les individus vivant sur la litière pure de Pin sylvestre possèdent la croissance la plus rapide avec une prise de poids maximale de 110 % après 5 semaines d'expérience. Le taux de mortalité reste faible, n'excédant pas 33 % pendant les 2 mois d'élevage.

Les résultats de cette expérience montrent à l'évidence que *Tomocer minor* se nourrit préférentiellement d'aiguilles de Pin et de la microflore qui est associée en lui fournissant les éléments énergétiques pour assurer sa croissance optimale. Il est possible d'avancer l'hypothèse selon laquelle une ou des substances toxiques, inhibitrices du développement post-embryonnaire du Collembole, se trouvent dans les feuilles de Chêne sessile. On sait que la litière du chêne comparée à celle du pin renferme un pourcentage plus élevé d'acides phénoliques : 0,049 pour le chêne contre 0,019 pour le pin (MANGENOT et TOUTAIN, 1980). La tolérance des animaux du sol vis-à-vis des tannins est un critère de discrimination entre les types de litière qui contribue à éclaircir les problèmes de partage des ressources alimentaires entre les espèces de Microarthropodes et que l'écologiste ne peut ignorer.

2 — Deux Champignons Basidiomycètes, *Coriolus versicolor* et *Hypholoma fasciculare*, ont été mis en culture sur des

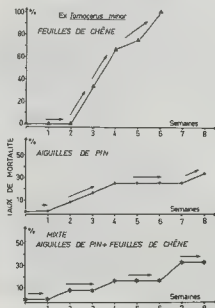
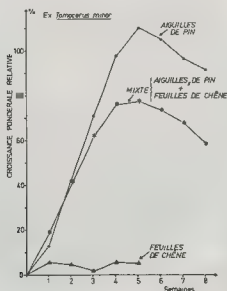


FIG 6 — Comportement trophique d'une espèce de Collemboles vis-à-vis d'une litière forestière mixte et de litières pures. A gauche : courbes de croissance pondérale. A droite : courbes de mortalité de *Tomocer minor* selon la qualité de la litière, d'après VANNIER (1983), données originales PIREN, Milieu rural.

milieux contenant respectivement 2, 20, 200, et 2.000 ppm d'azote sous la forme d'asparagine. Ces cultures de Champignons ont été proposées à *Folsomia candida* pour savoir si la qualité de la nourriture fongique influait sur la croissance et la fécondité du Collembole (BOOTH et ANDERSON, 1979). *Folsomia candida* accepte bien les deux champignons et montre une augmentation continue du rythme des mues et du nombre d'oeufs pondus jusqu'à 200 ppm d'azote, alors que le taux de protéines dans le mycélium des deux champignons est modéré (547 µg/g pour *Coriolus versicolor* et 486 µg/g pour *Hypholoma fasciculare*), puis une nette baisse à 2.000 ppm d'azote malgré le taux élevé de protéines dans le cytoplasme fongique (2.385 µg/g pour *Coriolus versicolor* et 2.052 µg/g pour *Hypholoma fasciculare*). Le nombre moyen d'oeufs pondus chaque semaine par femelle nourrie avec *Coriolus versicolor* sur milieux à 2, 20, 200 et 2.000 ppm d'azote et respectivement 6,22; 10,8; 20,5 et 3,6; nourrie avec *Hypholoma fasciculare* la production d'oeufs hebdomadaire est respectivement 20,7; 28,3; 31,2 et 18,2. Cette expérience montre que la qualité de la nourriture peut agir indirectement sur la coexistence interspécifique et sur les règles de partage des ressources alimentaires en modulant le taux de reproduction d'une espèce si celui-ci est corréléatif du nombre d'oeufs pondus. Lorsqu'apparaît un déficit ou un excès d'azote dans le milieu, *Folsomia candida* devra céder la place à d'autres espèces moins exigeantes sur le plan trophique. L'influence de la qualité de la nourriture sur le cycle de développement d'une espèce de Collemboles a été récemment confirmée par ZETTEL (1982) qui a montré que la production d'oeufs chez *Isotoma viridis* est deux fois plus importante chez les individus nourris avec des algues (*Pleurococcus*) que chez les individus élevés avec une nourriture synthétique (Tétramine). La grande différence entre ces deux lots réside dans le fait que l'énergie chez les individus nourris artificiellement est surtout utilisée pour assurer la croissance et accroître la respiration, alors que chez les individus élevés avec des algues, elle est investie pour augmenter la production protoplasmique.

V — DANS UNE MÊME POPULATION, JEUNES ET ADULTES ENTRENT EN CONCURRENCE POUR ACCÉDER À LA MÊME NOURRITURE

Le cycle vital des animaux du sol se déroule le plus souvent à l'endroit même où les femelles ont déposé leurs oeufs, ce qui implique fréquemment une concurrence trophique entre les formes juvéniles et les adultes. Cependant on a pu établir parfois qu'un changement de régime alimentaire se produisait au cours du développement postembryonnaire chez quelques espèces. Ainsi, chez les Acariens Oribates *Cephus* et *Carabodes*, les nymphes sont le plus souvent cachées dans les cavités du bois sous l'écorce où se trouve une matière organique fortement décomposée, alors que les adultes se rencontrent au hasard dans la litière *sensu lato* où ils recherchent une nourriture plus variée (WALLWORK, 1970). Lorsque jeunes et adultes exploitent le même microsite l'examen de leur tube digestif révèle des différences dans leur régime alimentaire; ainsi, chez l'Acarien Oribate *Achipteria coleoptrata*, les jeunes consomment de préférence des champignons du genre *Cladosporium*, alors que les adultes s'intéressent davantage au genre *Aspergillus* (STEFANIAK et SENICZAK, 1976). Mais le résultat le plus probant a été de montrer que la microflore intestinale des formes juvéniles était plus active que celle des spécimens adultes, en particulier des *Actinomyces* isolés du tube digestif des nymphes avaient une activité protéolytique et cellulolytique nettement supérieure à ceux provenant du tractus digestif des adultes.

Chez les Collemboles, les différences de régime alimentaire

ne sont pas aussi nettes entre jeunes et adultes. MARSHALL (1978) a montré que seules les proportions des aliments ingérés permettaient de différencier les stades de développement du Collembole Symphypleon *Bourletiella hortensis*, comme l'indiquent les pourcentages du tableau ci-après, calculés sur une période de 4 mois (avril à juillet en Colombie Britannique, Canada), avec toutefois une réserve quant au degré de signification des différences entre les valeurs pour un même aliment qui ne sont pas assorties d'un intervalle de confiance :

Contenu digestif	jeunes	préadultes	adultes
Particules minérales	33,5 %	41,2 %	44,8 %
Masses amorphes	36,5 %	42,4 %	43,3 %
Grains de pollen	24,6 %	12,1 %	6,2 %
Hyphes fongiques	1,5 %	0,8 %	1,4 %
Spores fongiques	2,6 %	0,4 %	0,6 %
Tissus végétaux	0,8 %	1,5 %	2,0 %
Algues	0,0 %	0,2 %	0,4 %
Diatomées	0,3 %	0,8 %	0,3 %
Levures	0,2 %	0,6 %	1,0 %

A l'inverse de ce qui vient d'être constaté, l'ingestion de particules minérales peut être la plus importante chez les premiers stades de développement, comme l'ont signalé ARPIN *et al.* (1980) à propos de *Orchesella cincta* et *Orchesella villosa*, espèces strictement de surface.

Dans la nature comme dans les élevages au laboratoire, les jeunes Collemboles exploitent les mêmes sources de nourriture que les adultes et entrent en concurrence trophique. C'est le cas chez l'espèce parthénogénétique *Folsomia candida* où les immatures et les femelles partagent le même biotope. Dans nos élevages massifs maintenus au laboratoire de Bruyères depuis plus de dix années, nous avons régulièrement observé qu'au fur et à mesure que les jeunes individus apparaissent, les adultes cèdent la place et sont progressivement rejetés à la périphérie des zones d'exploitation alimentaire. Le recul des adultes s'explique par les besoins énergétiques importants des jeunes au cours de leur croissance avant la maturation sexuelle.

Nous avons étudié la reproduction de 12 femelles de *Folsomia candida* élevées isolément sur des aiguilles de Pin sylvestre récoltées dans la litière en automne, puis, nous avons estimé le nombre et mesuré la biomasse et le métabolisme de leur descendance après 2 mois d'expérience. Chaque descendance comprenait en moyenne 129 individus dont 81 immatures et 48 adultes selon les critères d'âge de CHIBA *et al.* (1973).

Les histogrammes de la figure 7 ont leur profil qui s'inverse montrant bien la différence d'activité métabolique entre les immatures et les adultes malgré l'écart important des biomasses en faveur des individus immatures. La demande trophique des immatures traduite en besoin d'oxygène est très supérieure à celle des adultes; respectivement 2,48 µlO₂/mg/h en moyenne par individu et 0,84 µlO₂/mg/h en moyenne par individu. Cette différence de métabolisme apparaît également dans la construction de la courbe allométrique qui caractérise l'espèce et qui permet de connaître la consommation horaire d'oxygène par unité de poids frais en fonction de la taille (L en mm) : Consommation O₂ = 1,341 L^{-1,070}; cette équation a été calculée à partir de mesures individuelles effectuées sur une population de 50 animaux appartenant à 12 classes de tailles (de 0,35 à 2,15 mm) à l'aide

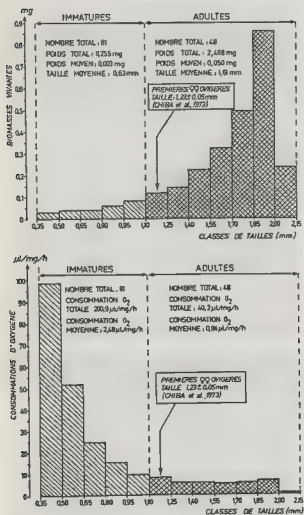


FIG 7. — Mesures des biomasses et de la consommation d'oxygène dans une population engendrée par une femelle parthénogénétique de *Folsomia candida* (Collembole Isotomidae) nourrie sur des aiguilles de Pin sylvestre. Les jeunes individus concurrencent les adultes dans la quête de nourriture, d'après VANNIER (1984), données originales PIREN, Mikeu rural.

du microrespiromètre mano-volumétrique de VERDIER (1983).

Les besoins énergétiques des formes juvéniles sont également supérieurs à ceux des adultes chez les Acariens Oribates. BERTHET (1964) estime que les stades juvéniles d'Oribates sont responsables de la consommation de 70 % de l'oxygène utilisée annuellement par l'ensemble de la faune oribatologique. Dans l'exemple de *Folsomia candida*, la consommation d'oxygène des immatures représente environ 80 % de la consommation totale de la descendance qui compte 129 individus. L'étude de USHER et al. (1971) sur la productivité des populations de *Folsomia candida* en relation avec la nourriture et la densité des individus aboutit à des résultats convergents. En effet, lorsque les 2/3 des adultes sont retirés de leur boîte d'élevage toutes les deux semaines, la courbe d'évolution des biomasses n'en est pas affectée, démontrant ainsi que les jeunes par leur croissance rapide

compensent les pertes de masses subies par l'élimination d'une grande partie des adultes. En revanche, lorsque les 2/3 des individus jeunes et adultes sont périodiquement retirés, la courbe d'évolution des biomasses accuse alors un net fléchissement signifiant qu'il n'y a plus assez de jeunes dans la population pour restaurer l'équilibre précédent des biomasses.

CONCLUSION

Cette exploration des principaux modes d'exploitation et de partage des ressources alimentaires chez les Microarthropodes du sol ne serait pas complète si nous n'évoquions pas le rendement énergétique des aliments ingérés. Dans la littérature spécialisée les documents sont rares sur les mesures du flux d'énergie qui circule à travers les populations animales du sol (McBRAYER et REICHEL, 1971). L'exemple les plus complet que nous puissions donner est emprunté à ENGELMANN (1961) qui a rassemblé assez de données écologiques, biologiques et bioénergétiques pour établir la balance énergétique annuelle d'une communauté d'Acariens Oribates vivant dans un sol en jachère de l'Université du Michigan (U.S.A.). Les mesures de respiration ont été obtenues directement sur les individus à l'aide d'un microrespiromètre type Warburg; les taux de croissance pondérale à l'aide d'une électrobalance à spirale de quartz; les équivalents énergétiques des aliments à l'aide d'une bombe calorimétrique alors que les quantités de nourriture ingérées et assimilées ont été suivies à l'aide de traceurs radioactifs. ENGELMANN a établi le bilan énergétique annuel d'une communauté de 58.300 Acariens Oribates, répartis en vingtaine d'espèces, représentant une biomasse de 54 mg et vivant dans un mètre carré de sol sur une profondeur de 12,5 cm: 75 % de l'énergie ingérée (consommation = 10.248 cal) sont rejetés (égestion = 7.686 cal) et 25 % seulement sont assimilés (assimilation = 2.058 cal), 5 % de l'énergie assimilée sont consacrés à la synthèse de la matière vivante (standing crop = 270 cal) et le reste est converti en vapeur d'eau et gaz carbonique (respiration = 1.965 cal). L'efficacité d'assimilation des Acariens Oribates est faible (Assimilation/Consommation = 0,20), de même ordre de grandeur que celle annoncée dans la littérature pour d'autres organismes saprophages, mais très inférieure à celle des consommateurs primaires invertébrés du système herbivore ($A/C = 0,40$) et à celle des prédateurs ($A/C = 0,80$).

Toutes ces relations énergétiques font apparaître que les animaux du sol exploitent mal les ressources alimentaires de leur milieu et ne contribuent que faiblement au turn-over de la matière organique morte. Les mauvais rendements énergétiques du système saprophage n'ont guère de conséquences écologiques, car la matière nutritive qui est gaspillée par un groupe trophique est immédiatement recyclée par d'autres organismes.

La tentation est grande chez les zoologistes du sol de déclarer que les animaux du sol sont des généralistes dans le sens où leur régime alimentaire serait indifférencié. Il faut tout de même admettre que la plupart des travaux consacrés à ce sujet sont limités par les moyens techniques d'investigation qui sont mis en œuvre. En effet, il nous semble insuffisant de statuer sur les habitudes alimentaires d'une espèce à partir seulement de l'inventaire du contenu digestif examiné à l'aide d'un instrument optique et en ne considérant qu'une catégorie d'individus, le plus souvent les adultes d'une population.

Le nombre de modalités de l'exploitation et du partage des ressources alimentaires n'est pas limitée à la liste que nous avons dressée; en effet, nous n'avons pas évoqué la pression démographique sélective que peuvent exercer les prédateurs sur un groupe de consommateurs (ERNSTING, 1977) et qui

certainement contribue à limiter les quantités de nourriture prélevées par les proies. Nous pensons que ces axes de recherches n'auront de véritable avenir que dans la mesure où l'écologiste considérera que le système saprophage doit être organisé en réseaux trophiques spécialisés pour accomplir l'immense tâche de destruction de la matière organique élaborée dans les écosystèmes.

Addenda

La théorie du partage des ressources alimentaires que je viens d'illustrer à l'aide d'exemples pris chez les microarthropodes du sol repose sur deux postulats écologiques : 1) les ressources alimentaires sont en quantité limitée dans le milieu, 2) chaque espèce animale développe des stratégies adaptatives particulières (morphologiques, physiologiques, éthologiques) pour exploiter ces ressources et entretenir la coexistence interspécifique. Le lecteur n'aurait qu'une vision partielle de la vie animale dans les sols, si je n'engageais pas la discussion avec d'autres zoologistes qui ont une conception différente de la mienne. Je donne volontiers la parole à J.F. PONGE, Maître-Assistant au Muséum National, qui juge la théorie du partage des ressources alimentaires trop rigide et propose des alternatives pouvant déboucher selon son expression sur une conception plus dynamique de l'exploitation des ressources dans les sols :

«La théorie de la séparation des niches trophiques et du partage des ressources est basée sur un raisonnement très simple (ODUM, 1959) : si deux espèces entrent en compétition vis-à-vis d'un aliment déterminé, l'espèce ayant un avantage, même le plus petit soit-il, va éliminer à plus ou moins long terme mais inéluctablement, l'espèce concurrente. En étendant ce principe à une biocénose, et étant donné un ensemble de ressources trophiques à un moment donné et en un endroit donné, il va s'établir une situation d'équilibre où chaque aliment sera associé à un consommateur unique, le plus apte à l'utiliser efficacement. Cette vision de l'écosystème à la mesure de la clarté, de l'efficacité, et d'aboutir à un état invariant très satisfaisant pour l'esprit.

Or, dans le sol, de nombreux travaux ont souligné l'existence d'aliments utilisés conjointement par un très grand nombre d'espèces, appartenant à des groupes parfois fort différents : c'est le cas du cytoplasme des hyphes et spores de champignons, des bactéries, des algues. Si des choix alimentaires peuvent être mis en évidence, c'est en général à l'aide d'un arsenal de tests statistiques mettant simplement en évidence des différences dans les proportions de tel ou tel élément ingéré (ANDERSON et HEALEY, 1972 ; MACMILLAN, 1975). Aucun travail jusqu'à présent n'a pu mettre en évidence une ségrégation trophique rigoureuse entre des animaux cohabitant dans le même espace de sol.

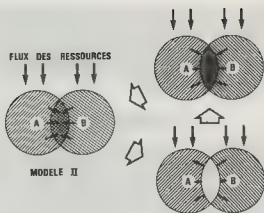
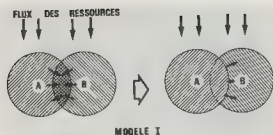
L'argument utilisé par les fondamentalistes, pour interpréter ces résultats à la lumière de la pensée d'ODUM (qui s'appuie sur les théories de LOTKA et VOLTERRA et les travaux expérimentaux de GAUSE), est que les études sur le régime alimentaire des organismes du sol ne prennent en compte que des éléments complexes comprenant eux-mêmes une multiplicité d'aliments au sens chimique du terme (cellulose, lignine, sucres divers, protéines, etc...). Il faudrait donc aller au niveau de la molécule et voir si des animaux ingérant les mêmes organes fongiques ou végétaux ne sont pas en réalité spécialisés sur tel ou tel constituant. Or, aucune étude n'a fourni ce genre de résultat aussi tranché, y compris les travaux au microscope électronique de KILBERTUS et VANNIER (1979) sur les Collembolles sympatriques *Orchesella cincta* et *O. villosa*, car ces deux espèces digèrent toutes deux le cytoplasme des algues unicellulaires, la seule différence étant dans le degré d'efficacité de la digestion. On peut citer également les travaux de STEFANIAK et SENICZAK (1983) qui montrent, chez un certain nombre d'espèces

d'Acariens Oribates, que les animaux peuvent, en conditions expérimentales, sélectionner une microflore intestinale leur permettant de digérer tel ou tel type d'aliment, adaptant par cet intermédiaire leur arsenal enzymatique à l'aliment qui leur est offert sans choix possible. Notons en passant que les travaux des auteurs polonais jettent un doute sur la validité des caractérisations enzymatiques des animaux du sol à l'aide d'individus capturés sur le terrain, sans connaissance préalable de leur nutrition habituelle (NIELSEN, 1962 ; ZINKLER, 1971). En ce qui concerne les microorganismes (bactéries et champignons seulement), qui font exception car beaucoup ont été bien étudiés sur le plan enzymatique, on remarque que chaque fonction digestive précise (cellulolyse, ligninolyse, pectinolyse, etc.) est assurée par un grand nombre de germes, cohabitant souvent dans le même sol (PREVOT, 1970) et que plusieurs de ces germes assurent ou sont susceptibles d'assurer plusieurs fonctions, comme les Basidiomycètes appartenant au genre *Polyporus*. L'évidence même est d'ailleurs qu'une espèce donnée ne peut être inféodée à un seul type d'aliment, au sens chimique du terme, car tout organisme vivant, a fortiori lorsqu'il est hétérotrophe, a besoin pour se développer et se reproduire, donc assurer la survie de l'espèce, d'un arsenal de substances telles que sucres divers, acides aminés, vitamines, oligo-éléments. Au niveau de la molécule il y a donc compétition entre quasiment tous les groupes présents dans le sol, à l'exception des algues pour ce qui concerne l'alimentation carbonée. L'application stricte de la théorie d'ODUM débouche donc sur une impasse, ou tout au moins oblige à masquer en partie la réalité pour la faire entrer de force dans un ensemble de concepts trop rigides, inadaptés à une échelle fine d'observation.

La théorie de la séparation des niches débouche sur une conception fixiste de l'écosystème et ne permet pas de rendre compte des changements qui se développent en permanence dans les milieux naturels (voir par exemple les études de ANDERSON, 1975 ; HAGVAR et KJØNDAL, 1981, sur les variations du régime alimentaire d'une même espèce au cours du temps). Il existe cependant une toute autre façon de concevoir le fonctionnement de l'écosystème au niveau des relations trophiques compétitives entre espèces, en prenant en compte un certain nombre d'aspects spécifiques du sol (faibles possibilités de déplacement et de dissémination des organismes vivants, variations locales très grandes dans la répartition des ressources, variations saisonnières marquées, etc.).

Dans les modèles qui vont être présentés, le régime alimentaire de chaque espèce est considéré comme *polyphagique*. Par ce terme, il faut entendre un régime incluant une grande diversité possible d'aliments. La niche trophique est alors, à elle seule, une entité multidimensionnelle. Ce point de vue correspond à l'état actuel de nos connaissances concernant les organismes du sol. La valeur adaptative d'un tel régime est grande, dans les conditions particulières du sol, où la distribution des ressources est extrêmement hétérogène à la fois dans l'espace et dans le temps, où les possibilités de déplacement sont limitées. Chaque espèce, à un moment et en un lieu donné, ne consomme donc qu'une partie des ressources variées qu'elle est capable d'assimiler et d'utiliser pour les besoins de sa survie et de sa reproduction. Il ne faut cependant pas confondre *polyphagie* et *panphagie*, car il n'est pas admissible d'envisager une absence de choix totale, une alimentation en quelque sorte, «au hasard». Les travaux de MACMILLAN (1975) ont montré que même les Collembolles dits «géophages» exercent un choix certain parmi les ressources présentes au niveau organo-minéral où ils vivent.

Le modèle I figuré ci-dessous correspond à la conception classique du partage des ressources, exprimant l'évolution vers des niches trophiques monospécifiques après exclusion de l'une des deux espèces en compétition dans la zone de chevauchement (chaque cercle correspond à la niche trophi-



que de l'espèce, à un moment et en un lieu donné).

L'état d'équilibre final n'est pas susceptible de déplacement, hors d'un éventuel changement des paramètres agissant sur le système (modification du spectre des ressources, prédation sélective, etc.). Remarquons que ce schéma ne vaut que pour des ressources limitées à la seule possibilité de survie d'une espèce. Or, on peut souligner deux cas souvent négligés par les fondamentalistes. Il est possible en effet que les deux espèces A et B soient soumises à une pression de prédation telle que leurs effectifs n'atteignent jamais un niveau suffisant pour que toutes les ressources soient consommées au fur et à mesure de leur production. Il est possible aussi que les contraintes écopysiologiques soient telles que les ressources soient inutilisables, et s'accumulent par conséquent hors de la portée des organismes vivants. C'est le cas des zones boréales ou montagnardes, où la litière est hors d'atteinte pendant les périodes de gel, des zones arides ou semi-arides en période sèche, etc. La période favorable peut ne pas être assez longue pour que l'effectif s'accroisse jusqu'à son état d'équilibre avec les ressources (la durée est souvent un paramètre mal discerné par les théoriciens). L'étude intégrée effectuée par les écologistes du sol suédois dans une pinède (PERSSON *et al.*, 1980) montre une accumulation de carbone au sein des horizons supérieurs, accumulation conduisant à un humus de type mor. Dans cet écosystème, la biomasse des prédateurs carnivores est considérable (0,2 g C/m²) si on la compare à la biomasse totale des proies (0,65 g C/m²). Les mois favorables au développement des bactéries ne sont que les mois de juillet, août et septembre, le sol étant gelé pendant cinq mois de l'année. Dans le cas d'un tel excès de ressources, rien ne s'oppose à ce qu'une même niche, ou partie de niche, soit occupée par plusieurs organismes, car les lois de l'exclusion compétitive n'ont pas « le temps » de jouer.

Le modèle II, par contre, exprime la possibilité d'une alimentation conjointe de deux espèces A et B sur le même aliment, même dans le cas de ressources limitées.

Dans le cas d'un flux de ressources limité à la seule possibilité de survie d'une espèce, l'alimentation conjointe va conduire à une disparition provisoire de la ressource correspondant à la partie chevauchante des deux niches, la consommation étant supérieure au flux entrant. Les espèces, ayant une alimentation susceptible d'une certaine plasticité, peuvent modifier leur régime alimentaire, chacune de leur côté, en fonction de leurs préférences et tolérances. Elles ne se concurrencent donc plus, du moins pendant un certain temps. L'originalité de ce cas de figure réside dans le temps de latence nécessaire à cette adaptation, s'il s'agit d'une modification métabolique profonde (nympheose, enkystement, sporulation, etc.), ou bien d'une modification adaptative du type de celle évoquée ci-dessus pour les Oribates (modification de la microflore intestinale). Ce temps de latence permet à la ressource considérée de se renouveler et surtout de s'accumuler, dépassant ainsi le stade d'équilibre à la manière d'un ressort ou d'un pendule. Les espèces A et B reviennent alors

consommer la ressource, fermant ainsi la boucle de ce schéma. On peut voir qu'il s'agit là d'un rythme non induit par des modifications extérieures, mais propre au système considéré. Ce système génère donc sa propre dynamique. Sans vouloir le moins du monde généraliser ce cas de figure, il suffit pour montrer qu'il existe des alternatives à la théorie du partage des ressources, alternatives pouvant déboucher sur une conception dynamique de l'exploitation des ressources.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (J.M.) and HEALEY (I.N.), 1972. — Seasonal and inter-specific variation in major components of the gut contents of some woodland Collembola. *J. Anim. Ecol.*, **41**, 2 : 359-368.
- ANDERSON (J.M.), 1975. — Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *Journal of Animal Ecology*, **4** : 475-495.
- ARPIN (P.), KILBERTUS (G.), PONGE (J.F.) et VANNIER (G.), 1980. — Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. In : « *Actualités d'Ecologie forestière* », P. PESSON éditeur, Gauthier-Villars, Paris. 87-150.
- ARPIN (P.), KILBERTUS (G.), PONGE (J.F.), VANNIER (G.) et VERDIER (B.), 1983. — Réactions des populations animales et microbiennes du sol à la privation des apports annuels de litière : exemple d'une zone forestière. *Bull. Ecol.*, **16**, 1 : 95-115.
- BACH (P. de), 1966. — The competitive displacement and coexistence principles. *A. Rev. Ent.*, **11** : 183-212.
- BERTHET (P.), 1964. — L'activité des Oribates (Acari : Oribatei) d'une Chénopée. *Mémoires n° 152, Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.*, 152 pages.
- BOOTH (R.G.) and ANDERSON (J.M.), 1979. — The influence of fungal food quality on the growth and fecundity of *Folsomia candida* (Collembola : Isotomidae). *Oecologia (Berl.)*, **38** : 317-329.
- BRUN (J.L.), 1966. — Influence des conditions de milieu sur la fécondité de *Caenorhabditis elegans* à différentes températures. *Nematologica*, **12** : 539-556.
- CANCELA DA FONSECA (J.P.), POINSOT (N.) et VANNIER (G.), 1967. — Essai comparatif sur les microarthropodes et la taille des échantillons de sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **4**, 3 : 331-355.
- CANCELA DA FONSECA (J.P.) et POINSOT-BALAGUER (N.), 1983. — Les régimes alimentaires des microarthropodes du sol en relation avec la décomposition de la matière organique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **108**, 3 : 371-388.

- CAYROL (J.C.), 1975. — Importance des relations entre Nématodes et Bactéries dans la vie des sols. *Pépin. Hort. Marais*, 158: 43-46.
- CHIBA (Y.), CUTKOMP (L.K.) and HALBERG (F.), 1973. — Circasception (7-day) oviposition rhythm and growth of springtail, *Folsomia candida* (Collembola, Isotomidae). *J. interdiscipl. cycle res.*, 4, 1: 59-66.
- CROKER (R.A.), 1967. — Niche specificity of *Neohaustorius schmitti* and *Haustorius* sp. (Crustacea: Amphipoda) in North Carolina. *Ecology*, 48: 971-975.
- LINGELMANN (M.D.), 1961. — The role of soil arthropods in the energetics of an old field community. *Ecological Monograph*, 31: 221-238.
- LRNSTING (G.), 1977. — Aspect of predation and the coexistence of Collembolan prey species. *Ecol. Bull.* (Stockholm), 25: 478-480.
- HAGVAR (S.) and KJØNDAL (B.R.), 1981. — Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. *Pedobiologia*, 22: 385-408.
- HEAL (O.W.) and MACLEAN (S.F.), 1975. — Comparative productivity in ecosystems-secondary productivity. In: Unifying concepts in Ecology, W.H. van DOBBEN and R.H. LOWE-MAC-CONNELL, Junk Publishers, The Hague: 89-108.
- JOOSSE (E.N.G.) and TESTERINK (G.J.), 1977. — The role of food in the population dynamics of *Orchesella cincta* (LINNE) (Collembola). *Oecologia*, 29: 189-204.
- KILBERTUS (G.), VANNIER (G.) et VERDIER (B.), 1976. — Etude de la recolonisation par la microfaune et la microflore des échantillons de sol forestier ayant subi un traitement thermique. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 419, 33: 113-142.
- KILBERTUS (G.) et VANNIER (G.), 1979. — Microbial analysis and weight estimation of feces produced by four sympatric Collembola species in forest litter. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 16: 169-180.
- KILBERTUS (G.) et VANNIER (G.), 1981. — Relations microflore-microfaune dans la grotte de Sainte-Catherine (Pyénées ariégeoises). II — Le régime alimentaire de *Tomocerus minor* (Lubbock) et *Tomocerus problematicus* Cassagnau (Insectes Collembolés). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 18, 3: 319-338.
- KILBERTUS (G.) et VANNIER (G.), 1983. — Influence du fractionnement des feuilles d'*Eperua falcata* Aubl. sur sa recolonisation par les animaux et les microorganismes du sol en forêt tropicale humide. *Bull. Acad. Soc. Lorr. Soc.*, 21-22, 3: 39-59.
- LINDENMANN (W.), 1950. — Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung schweizerischer Orchesellen. *Rev. Suisse Zool.* 57: 353-428.
- LUCA (Y. de) et ROY (R.), 1983. — Sur la terminologie des régimes alimentaires des animaux. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108, 3: 347-363.
- LUXTON (M.), 1972. — Studies on the Oribatid mites of a Danish beech wood soil. I - Nutritional biology. *Pedobiologia*, 12: 434-463.
- Mc BRAYER (J.F.) and REICHLER (D.E.), 1971. — Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrate population. *Oikos*, 22: 382-388.
- MACMILLAN (J.H.) and HEALEY (I.N.), 1971. — A quantitative technique for the analysis of gut contents of Collembola. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 8: 295-300.
- MACMILLAN (J.H.), 1975. — Interspecific and seasonal analysis of the gut contents of three Collembola (Family Onychiuridae). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 12, 2: 449-475.
- MANGENOT (F.) et TOUTAIN (F.), 1980. — Les litières. In: *Actualités d'écologie forestière, Sol, Flore, Faune*, P. PESSON éditeur, Gauthier-Villars, Paris: 3-59.
- MARSHALL (V.G.), 1978. — Gut content analysis of the Collembolan *Bourletia hortensis* (Fitch) from a forest nursery. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 15, 2: 243-250.
- MILLS (J.T.) and SINHA (R.N.), 1971. — Interactions between a springtail, *Hypogastrura tulbergi*, and soil-borne fungi. *Journal of Economic Entomology*, 64: 398-401.
- NIELSEN (C.O.), 1962. — Carbohydrases in soil and litter invertebrates. *Oikos*, 13: 200-215.
- ODUM (E.P.), 1959. — *Fundamentals of ecology*, 2nd edition. W.B. Saunders Company, Philadelphia, 546 pp.
- PERSOON (T.), BÅÅTH (E.), CLARHOLM (M.), LUNDKVIST (H.) and SÖDERSTRÖM (B.E.) and SOHLÉN (B.), 1980. — Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism of soil organisms in a Scots pine forest. In *Structure and function of Northern coniferous forests, and ecosystem study*, R. PERSOON éditeur. *Ecol. Bull.* (Stockholm) 32: 419-459.
- PONGE (J.F.) et CARPENTIER (M.J.), 1981. — Étude des relations microflore-microfaune: expériences sur *Pseudoscorpionella* (Packard), Collembole mycophage. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 18, 3: 291-303.
- PREVOY (A.R.), 1970. — *Humus: biogénèse, biochimie, biologie*. Editions de la Tourelle, Paris, 342 p.
- REICHLER (D.E.), 1977. — The role of soil invertebrates in nutrients cycling. In *Soil organisms as Components of Ecosystems*, V. LHOHM and T. PERSOON, Ecological Bulletins, Stockholm 145-156.
- REISINGER (O.), 1972. — Contribution à l'étude ultrastructurale de l'appareil sporifère chez quelques hyphomycètes à paroi melanisée. Genèse, modification et décomposition. *Thèse de Doctorat d'Etat*, Université de Nancy, n° CNRS A.O. 6237, 192 pages.
- SLOBODKIN (L.B.), SMITH (F.E.) and HAIRSTON (N.C.), 1967. — Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. *Ann. Nat.*, 101: 109-124.
- STEFANIAK (O.) and S. SENICZAK, 1976. — The microflora of the alimentary canal of *Achipteria coleoptrata* (Acarina, Oribatei). *Pedobiologia*, 16: 185-194.
- STEFANIAK (O.) and SENICZAK (1983). — Intestinal microflora in representatives of different feeding groups of soil moss mites (Acarida, Oribatida). In *New Trends in soil biology, Proceedings of the 11th International Colloquium of Soil Zoology, Louvain-la-Neuve (Belgique), 30/VIII - 2/IX 1982*, P. LEBRUN éditeur. Université Catholique de Louvain, 622-624.
- SWIFT (M.J.), HEAL (O.W.) and ANDERSON (J.M.), 1979. — *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Studies in Ecology, vol. 5, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 372 p.
- TÖRNE (E. von), 1967 a. — Beispiele für indirekte Einflüsse von Bodentieren auf die Rolle von Zellulose. *Pedobiologia*, 7: 220-227.
- TÖRNE (E. von), 1967 b. — Beispiele für mikrobiologische Einflüsse auf den Massenwechsel von Bodentieren. *Pedobiologia*, 7: 296-305.
- USHER (M.B.), LONGSTAFF (B.C.) and SOUTHALE (D.R.), 1971. — Studies on Populations of *Folsomia candida* (Insecta: Collembola). The productivity of population in relation to food and exploitation. *Oecologia* (Berl.), 7: 68-79.
- VANNIER (G.), 1970. — *Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des arthropodes du sol*. Editions du C.N.R.S. Paris, P.B.I.-R.C.P., 40, 319 pages.
- VANNIER (G.), 1979. — Relations trophiques entre la microfaune et la microflore du sol; aspects qualitatifs et quantitatifs. *Boll. Zool.*, 46: 343-361.
- VANNIER (G.), 1980. — Use of microarthropods (Mites and Springtails) as valuable indicators of soil metabolic activity. In: *Soil Biology as related to land use practices*, D.L. DINDAL Editor, Proc. 11th Intern. Coll. Soil Zool., E.P.A., Washington D.C. (U.S.A.): 592-603.
- VANNIER (G.), 1983. — The importance of ecophysiology for both biotic and abiotic studies of the soil. In: *New Trends in Soil Biology, Proc. 11th Intern. Coll. Soil Zool., Louvain-la-Neuve*, Ed. Ph. LEBRUN et al., DIEU-BRICHART, Ottignies-Louvain-la-Neuve: 289-320.

- VANNIER (G.) et KILBERTUS (G.), 1984. — Mode de colonisation d'une bûche de bois mort par deux espèces d'insectes saprophages. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **21**, 3 : 329-346.
- VERDIER (B.), 1983. — Le respiromètre à pression et volume variables. Une technique simple et sensible pour l'étude ecophysiologique des animaux du sol. In : *New Trends in Soil Biology. Proc. VIIIth int. Coll. Soil Zool.*, Louvain-la-Neuve, Ed Ph. LEBRUN *et al.*, DIEU-BRICHART, Ottignies-Louvain-La-Neuve 1; 369-386.
- VERHOEF (H.A.), 1977. — Soil moisture and the population dynamics of coexisting Collembola. *Ecol. Bull. (Stockholm)* **25** : 480-482.
- WALLWORK (J.A.), 1970. — *Ecology of soil animals*. MacGraw-Hill, London, New-York, Sydney, Toronto, Mexico, Johannesburg, Panama, 283 p.
- ZETTEL (J.), 1982. — Dietary influence of the biology and metabolism of *Isotoma viridis* (Collembola). *J. Insect Physiol.*, vol. **28**, 5 : 453-458.
- ZINKLER (D.), 1971. — Carbohydrasen streubewohnender Collembolen und Oribatiden. In : *Organismes du sol et production primaire*, IV Colloquium pedobiologiae, Dijon 1970, éditions INRA, Paris 329-334.

ALLOCATION DES RESSOURCES CHEZ QUELQUES VÉGÉTAUX : FACTEURS DE VARIATION (SOURCE OF VARIATION OF RESOURCE ALLOCATION IN PLANTS)

par Pierre JACQUARD ⁽¹⁾, Mohammed IBN TATTOU⁽²⁾,
Jean-Paul MAITRE⁽³⁾ et Rateb AL SBEI⁽¹⁾

MOTS-CLÉS : Allocation des ressources - Plante - Stratégie - Sexe - Reproduction

KEY-WORDS : Resource allocation - Plant - Strategy - Sex - Reproduction

RÉSUMÉ

Les aspects, concernant la croissance et surtout la reproduction, sont insérés dans le débat théorique orienté vers la recherche et la définition d'une stratégie.

La variation de l'allocation des ressources est d'abord envisagée entre espèces voisines, entre populations et entre stations, à l'aide de l'exemple des *Medicago annuelles*. On y constate, entre autres, que si les échantillons, exprimant l'effort reproductif majeur, produisent le plus grand nombre de gousses et de graines, ils présentent la proportion minimale d'énergie allouée aux racines.

La cinétique de l'allocation est alors présentée pour une espèce pérenne : le *Dactyle*.

A l'aide du Trèfle violet, on montre les effets directs (carence en élément nutritif) et associés (concurrence) d'une modification des ressources sur la répartition des assimilats.

Enfin, un exemple de variabilité génétique de l'investissement des ressources est donné pour le *Dactyle*.

L'approche globale, macroscopique, faite par l'estimation de l'allocation des ressources montre que les modèles particuliers concordent avec les prévisions de la théorie.

En tant que modèle biologique, les végétaux présentent l'avantage de pouvoir ventiler l'investissement dans des compartiments bien définis : cotylédons, racines, feuilles, tiges, fleurs, fruits, graines. Cependant, le compartiment fleur doit être subdivisé en ovules et/ou pollen, afin d'établir les relations entre investissement dans le sexe et régime de reproduction (allogamie, autofécondation).

ABSTRACT

Some aspects, dealing with growth and principally reproduction are confronted with the theoretical approach in view of 'research' and description of strategies.

The variation of resource allocation firstly is studied among closely related species, among populations, and between sites, using the model of annual *Medicago*. From the observations, it results that, if the samples, expressing the major reproductive effort, give the greatest mean number of pods and seeds, they exhibit the minimal fraction of energy allocated to roots.

Then the kinetics of allocation is presented for a perennial species: the *cockfoot*.

Using the red clover, direct effects (nutrient deficiency) and associate effects (competition) from an alteration of resource on the allocation of photosynthates are shown.

An example of genetic variability of resource allocation is given for *cockfoot*.

The global and macroscopic approach, through the estimation of resource allocation, shows that the specific models are in agreement with the prediction of the theory.

As biological models, plants present the advantage to allow the possibility of a partitioning of the allocation in well defined compartments: cotyledons, roots, leaves, stems, flowers, fruits, seeds. But, the flower compartment needs to be splitted in ovules and/or pollen, in view to establish relationships between sex and mating system (allogamy, selfing).

INTRODUCTION

La problématique de l'allocation des ressources chez les végétaux est très souvent posée en termes de «stratégie» de

croissance et surtout de reproduction. Le premier aspect est le plus fréquemment abordé en termes de biomasse et très entaché de considérations pseudo-agronomiques, souvent. Le second n'a de sens que s'il débouche sur une appréciation de la valeur sélective (nombre de descendants se reproduisant), valeur souvent estimée, par approximation, d'après le nombre de descendants, c'est-à-dire le nombre de graines chez les végétaux.

Cette problématique vise donc bien à la définition des stratégies. Cependant, bien que toute stratégie soit associée à un programme, elle s'exprime par des phénotypes, c'est-à-

(1) Unité de Biologie des Populations et des Peuplements CNRS, Centre Louis Emberger, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex

(2) Université Mohammed V, Institut Scientifique, Châra Ibn Bâouta, B.P. 703, Rabat, Maroc.

(3) Ecole Nationale d'Ingénieurs des Travaux Agricoles, B.P. 48, 21800 Quétigny.

dire aux travers d'un certain nombre de tactiques (HARPER et OGDEN, 1970), dont l'étendue est à déterminisme génétique.

Pourtant, une constance de l'investissement dans la reproduction a été signalée par ces mêmes auteurs, qui ont montré qu'il n'y avait pas de différences dans l'investissement chez des individus de *Senecio vulgaris* L., cultivés sous différentes intensités de contrainte. Pour d'autres espèces, RAYNAL et BAZZAZ (1975) ont trouvé qu'elles investissaient la même proportion d'énergie dans leur reproduction en présence ou en l'absence de compétition interspécifique.

La stratégie est indissociable de l'environnement, d'où la notion de stratégie adaptative, qui n'a pas de sens en dehors de l'évolution. Ses prémisses existaient déjà dans les travaux de FISHER (1930, in BLONDEL, 1979), et l'idée fut développée par COLE (1954). Les modèles, issus de son travail de pionnier, comportaient des détails démographiques poussés, tout en éludant les difficultés, ainsi soulevées, à l'aide d'hypothèses simplificatrices non réalistes (ISTOCK, 1982), d'une part. D'autre part, une exploration instructive de conditions pour l'évolution de la monocarpie était réalisée à l'aide de démarches plus simples que celles de COLE et ces efforts ont mis en évidence l'importance de la fluctuation de l'environnement. La démarche démographique est une tentative pour insérer un réalisme écologique plus important dans la démarche de COLE (1954).

L'idée de stratégie adaptative a été testée empiriquement à partir de la même année par LACK (1954) et généralisée par WILLIAMS (1966), Mac ARTHUR et WILSON (1967). Les stratégies comportent trois aspects : bioénergétique, démographique et synécologique (BARBAULT et BLANDIN, 1980). Sous le premier aspect, la stratégie se traduit chez un individu, par l'allocation optimale des ressources : maintenance, croissance et reproduction. Elle est souvent centrée essentiellement sur le concept d'« effort de reproduction » : fraction de son budget d'énergie qu'un organisme alloue à ses activités de reproduction.

La quantité relative d'énergie dépensée pour la production de graines peut être évaluée par l'investissement reproductif (OKA, 1983).

Une fraction des graines dispersées peut trouver des sites « sûrs » de germination.

Certaines études dans le contexte des stratégies comparent les modèles exprimés par :

1 — les annuelles opposées aux pérennes (TURKINGTON et CAVERS, 1978 ; PRIMACK, 1979) ;

2 — des annuelles coexistantes (HICKMAN, 1977), provenant d'un gradient ; dans ce cas, les espèces colonisatrices présentent une différenciation r-K moins claire que les espèces endémiques,

3 — des plantes soumises à des traitements particuliers (FOULDS, 1978).

Rappelons que certaines tentatives de reconnaissance des stratégies, telles qu'elles sont définies dans ce travail, ont été conçues en vue d'étendre aux végétaux les concepts originellement appliqués aux animaux (CODY, 1966 ; PIANKA, 1970). La théorie initialement acceptée reconnaît 2 types d'organismes situés aux extrémités d'un continuum :

- 1 — type r, représenté par les organismes à courte vie ;
- 2 — type K, consistant en organismes à longue espérance de vie.

Mais il semble que ces types représentent des cas extrêmes. La majorité des plantes se situe entre ces 2 pôles. GADGIL et SOLBRIG (1972) suggèrent que la variation entraîne l'occupation, par des populations d'une même espèce, de différentes portions le long du continuum. GRIME (1977) pro-

pose des modèles extrêmes selon que l'un des 3 types de sélection : compétition, contrainte, perturbation, prédomine. Une plante se situerait dans des situations qui représentent un compromis entre ces extrêmes. En fait, le schéma proposé par GRIME, comme il le précise lui-même, ne diffère du continuum r-K que par la reconnaissance de la tolérance à la contrainte comme une stratégie distincte rattachée à un milieu particulier.

Deux catégories de facteurs externes limitent la biomasse : la perturbation associée à la destruction totale ou partielle de cette biomasse et la contrainte. Les permutations intégrant les 2 groupes de facteurs (perturbation, contrainte) et leur intensité conduisent à 4 stratégies, dont les 3 ci-dessus sont les seules viables (GRIME, 1977).

Au cours de cet article, la variation de l'allocation des ressources sera d'abord envisagée entre espèces voisines (*Medicago* annuelles). Puis la cinétique de l'allocation sera présentée pour une espèce pérenne de graminée. Enfin, on montrera les effets directs et associés d'une modification des ressources. La variabilité génétique de l'investissement des ressources sera mise en évidence, avant de conclure sur la nécessité de dépasser une approche macroscopique du problème pour en arriver à une véritable théorie de l'investissement dans la reproduction (avec ou sans recombinaison, sexuelle ou végétative).

VARIATION DE L'ALLOCATION DES RESSOURCES ENTRE ESPÈCES ANNUELLES APPARENTÉES (Exemple des *Medicago* annuelles)

Les *Medicago* annuelles seraient à rattacher, selon les théories ci-dessus, au type rudéral. Celui-ci est associé à un milieu perturbé, c'est-à-dire où la végétation est sujette à une destruction totale ou partielle par l'effet de facteurs particuliers. Le caractère rudéral des échantillons est d'ailleurs tout à fait net : récolte dans des friches, d'anciens champs, toujours au voisinage de points d'occupation humaine.

IBN TATTOU (1981) s'est attaché, concernant la biologie des *Medicago* annuelles, au niveau d'une comparaison du poids sec moyen, de la précocité, des caractères reproductifs (dissémination), et en particulier, à la vérification des modèles théoriques concernant la stratégie, en décrivant le type d'allocation des ressources pour l'élaboration des différentes structures, ceci pour chacune des espèces, « populations » ou cultivars de *Medicago* étudiés.

1. PRÉSENTATION DES *MEDICAGO* ANNUELLES ET DU MATÉRIEL ÉTUDIÉ

a) Caractéristiques de l'évolution, de la répartition et de l'habitat

Selon LESINS et LESINS (1979), le genre *Medicago* comporterait 56 espèces. Si tous les auteurs s'attachent à souligner que ce genre est méditerranéen, deux hypothèses émergent :

- a. la première pose que son origine serait asiatique,
- b. la deuxième, plus récente, soutient que l'aire de départ serait méditerranéenne.

Une étude plus minutieuse des relations entre pérennes aiderait à trancher. Cependant, il reste largement admis que les annuelles dérivent des pérennes

Les études cytologiques portant sur les chromosomes

montrent que le nombre de base est $n = 8$. Les formes diploïdes ($2n = 16$) sont surtout annuelles à l'exception de 2 espèces. Les perennes peuvent être diploïdes, tétra ou hexa-

ploïdes. Les annuelles par rapport aux pérennes possèdent des chromosomes réduits.

TABLEAU I
Récapitulation des caractères des stations et des espèces et variétés de *Medicago* annuelles récoltées dans la région de Taza (MAROC) (IBN TATTOU, 1981)

(1) Code adopté

STATIONS	Bab bou Idir BBI	Chiker C	TAZA					Garsif G
			Bab Zitouna BZ	Douar Jjarine DJ	Piscine 1 P1	Piscine 2 P2	Sortie Oujda SO	
Longitude	4°07'	4°05'	4°01'	4°	4°	4°	4°	3°29'30"
Latitude	34°04'	34°07'	34°12'30"	34°13'	34°12'	34°12'	34°13'	34°12'
Altitude (m)	1.490	1.350	560	550	550	525	488	443
Exposition	—	—	—	Ouest	Ouest	Ouest	—	Sud Ouest
Situation topogr.	plat	plat	plat	bas de versant	mi-versant	mi-versant	plat	depression ouv. à pente très faible
Pente	0	0	0	4-8 9	4-8 9	9-15	0	0-0 9
Caractères du sol								
pH	6-6.5	7-8	8	8	8	8	7-8	8
réac. à HCl	—	+	++	++	++	++	++	++
couleur	rouge	beige	marron	beige	beige	beige	beige	marron
Espèces dominantes	<i>M. minima</i> <i>Trifolium glomeratum</i>	<i>Anacyclus clavatus</i> <i>Rhagadiolus stellatus</i>	<i>Trisetaria panicea</i>	<i>M. dolata</i> <i>M. polymorpha</i>	<i>Phalaris canariensis</i> <i>Phalaris paradoxa</i>	<i>M. intertexta</i> <i>Phalaris canariensis</i>	<i>Plantago coronopus</i> <i>Carlina racemosa</i>	
Formation végétale	Herbacée							Complexe : herbacée - ligneux bas
Caractères de la «station»	rudérale, pâturée, autour d'un terrain de foot-ball	laissée en jachère, pâturée au bord de la route	rudérale, pâturée,	laissée en jachère, pâturée (rudérale)	laissée en jachère, pâturée	laissée en jachère, pâturée	souvent pâturée	bord de route, pâturée
Espèces et variétés de <i>Medicago</i> annuelles récoltées	<i>M. minima</i> var. <i>minima</i> (Mi) (1) <i>M. dolata</i> var. <i>dolata</i> (DB) <i>M. dolata</i> var. <i>muricata</i> (MB) <i>M. polymorpha</i> var. <i>brevispina</i> (PB)	<i>M. orbicularis</i> (o)	<i>M. truncatula</i> var. <i>tricycla</i> (TT) <i>M. dolata</i> var. <i>muricata</i> (MZ) <i>M. polymorpha</i> polymorpha (DZ)	<i>M. dolata</i> var. <i>dolata</i> (DJ) <i>M. polymorpha</i> polymorpha (RJ)	<i>M. scutellata</i> (So)	<i>M. intertexta</i> var. <i>ciliaris</i> (Ci)	<i>M. polymorpha</i> polymorpha (Po)	<i>M. laciniata</i> var. <i>laciniata</i> (La) <i>M. litoralis</i> var. <i>litoralis</i> (LiG)
Observations	région humide présence de roche volcanique			s'engorge d'eau	terre lourde	terre lourde		sol limoneux région aride

Si les pérennes sont allogames, les annuelles sont autogames. Il est probable qu'il y existe un taux d'allogamie non estimé. Selon LESINS et LESINS (1979), ce seraient les conditions du Miocène qui auraient favorisé l'autogamie. Les *Medicago* annuelles, pour leur majorité, sont réparties dans le bassin méditerranéen, exceptées 5 espèces à distribution mondiale. Le Maroc comporte 22 espèces ; 23 selon LESINS et LESINS (1979), dont 16 annuelles. Au lieu de considérer, comme HEYN (1963), 2 variétés dans *Medicago intertexta* (var. *ethiops* et var. *intertexta*), ces auteurs, à la suite de T.G. TUTIN (in Flora europea, 1968) séparent ces deux variétés et les élèvent au rang de l'espèce, ce qui explique la différence sur le nombre des espèces de *Medicago* existant au Maroc.

b) Stations de récolte

Le matériel étudié a 2 origines. La première est un groupe de cultivars, la deuxième des échantillons représentant 9 espèces. Les stations furent choisies en fonction de l'abondance des *Medicago*. On a indiqué les caractères de ces stations au tableau 1. Aucune d'elles ne présentait de sols salés

c) Matériel étudié

Avant de le présenter, il semble utile de développer quelques remarques sur la nomenclature. Rappelons que les 2 concepts essentiels de l'espèce : biologique et classique, ont été introduits sur la base de préoccupations dominantes particulières. Selon que l'on applique l'un ou l'autre au matériel utilisé on se trouve confronté à des conditions propres à l'un ou à l'autre. Ainsi dans le cas des *Medicago* annuelles, autogames, chaque individu se trouve isolé des autres. La définition de l'espèce basée sur l'opposition isolément panmixie est inadéquate. Le point concernant l'appariement selon un mode aléatoire des gamètes rend aussi opérante la définition de la population, dans son sens génétique. La population représente ici, en fait, une partie de l'ensemble des lignées pures constituant l'espèce, définie sur la base d'une proximité d'habitats. Nous adopterons donc l'acceptation classique de l'espèce, dans laquelle les rangs infraspécifiques sont la sous-espèce, la variété et la forme. Cependant, chez les *Medicago* annuelles, la « sous-espèce » n'est pas retenue. Le cultivar est un terme général pour désigner toute structure cultivée. On utilisera, ici, la terminologie en « dème » pour dénommer les échantillons. Comme ils proviennent de stations différentes le terme *topodème* sera retenu. Il s'agit en fait d'un autotopodème puisque les individus sont soumis à l'autogamie.

Compte tenu des remarques précédentes, le matériel provenant des récoltes du Maroc se répartit ainsi qu'au tableau 1. L'ensemble des 17 topodèmes représente donc 9 espèces. Ce tableau 1 récapitule les informations concernant les stations et le matériel.

Les 7 cultivars australiens se répartissent entre 4 espèces : *M. truncatula* (cv. Ghor, TG, Jemalon, TJ, Cyprus, TC), *M. tornata* (cv. Tornafeld, TO, Murrayland, MU), *M. litoralis* (cv. Harbinger, LH), *M. polymorpha* (cv. Circle Valley, PC). Une revue systématique en est donnée par Mc COMB (1974 a).

2. MÉTHODES

a) Croissance et reproduction

L'expérience fut conduite entre le 23 mars 1978 et le 26 juillet. Les températures maximales pour la fin mars, avril, mai, juin et jusqu'au 26 juillet furent : 26.1, 30.9, 31.4 et 32.9°C, les minimales : 5.6, 6.4, 10.1, 15.0 et 15.7°C.

Un nombre suffisant de graines, chacune provenant d'un individu, a été mis à germer dans des boîtes de Pétri. 70

plantules par topodème ont été repiquées 2 à 3 jours après et réparties en blocs aux fins de récoltes successives, avec à chaque récolte 10 individus par topodème ; *M. dolata* var. *dolata* (DJ) a présenté une germination très lente, les 21 autres topodèmes restant ont été suivis.

Chaque plantule a été repiquée dans un pot. Pour éliminer toute contrainte due à la taille des pots, 3 dimensions ont été utilisées. Pour les 5 premières récoltes, des pots de 7.5 × 7.5 × 11.5 cm ont servi pour le repiquage, pour la 6e des pots 11.5 × 11.5 × 11.5 cm, pour la 7e de 14 × 14 × 12.5 cm. Les premières récoltes ont été faites chaque 9 à 12 jours, la 6e, 30 jours après la 1ère floraison, la 7e, 51 jours après la 1ère fleur. Ce critère, première fleur, a été considéré pour la réalisation des 3 dernières récoltes afin d'éliminer des différences de précocité.

Les racines furent lavées très soigneusement de la terre qui collait au système racinaire. Sur chaque plante, on a séparé les organes suivants : racines, cotylédons, 1ère feuille unifoliée, hypocotyle, tiges, pétiols, pédoncules, feuilles, fleurs, fruits. Ces parties ont été mises à sécher à 80°C pendant 48 heures. Elles furent ensuite pesées sur une balance de précision. Les données recueillies dans cette expérience sont :

- le poids sec de chaque organe végétatif : racines, cotylédons, feuilles (par feuille, il faut entendre, en terme de morphologie, limbe foliaire, de la première feuille unifoliée ou des feuilles trifoliées), tiges, pétiols, pédoncules, et de chaque organe de la partie reproductrice : fleurs et fruits.

- le nombre de graine par individu (estimé à partir du nombre de graines de 20 gousses).

b) Allocation de la matière sèche

Pour chaque organe, quand celui-ci était présent, on a estimé l'énergie investie, en calculant le rapport du poids sec de l'organe sur le poids sec total de l'individu. On exprime ainsi l'allocation entre différents organes, en terme d'énergie ou de matière sèche, puisque les travaux de HICKMAN et PITEKLA (1975) montrent qu'il n'existe pas de différence entre les modèles d'allocation basés sur des estimations calorimétriques et ceux établis sur la biomasse sèche.

c) Traitements statistiques

Les méthodes utilisées ont été adoptées de SCHWARTZ (1963).

2. RÉSULTATS (1)

La répartition des assimilats pour chacun des 21 topodèmes (*M. dolata* var. *dolata*, écartée à cause de sa germination très lente) en fonction du temps se fait selon un modèle unique.

Si la « proportion des ressources » (HICKMAN, 1975), allouée à chaque organe de la plante (racines, cotylédons, feuilles, tiges, fleurs et fruits), est exprimée en % du poids sec que représente cet organe par rapport à la biomasse totale de la plante, on constate que la prépondérance revient successivement :

- à la 1ère récolte (10 jours), aux cotylédons (47 % en moyenne), atteignant 72 % chez *M. intertexta* et seulement 33 % chez *M. lacinata* ;

- aux 2e et 3e récoltes, aux racines ; les cotylédons gardent cependant la prédominance chez *M. intertexta* et *M. polymorpha* (DJ) jusqu'à la 2e récolte ;

(1) Les données élémentaires concernant l'allocation de l'énergie peuvent être fournies à toute personne intéressée, sur demande à P. JACQUARD.

— aux 4e et 5e récoltes (40-50 jours) aux feuilles ; le maximum reste alloué aux racines chez *M. polymorpha* (DJ) à la 4e récolte et jusqu'à la 5e chez *M. intertexta*, *M. dolata* (BB1), *M. laciniata* et *M. orbicularis* et varie entre 38 et 45 % ;

— à la 6e récolte, aux tiges (42 % en moyenne) à l'exception de *M. littoralis* cv. Harbinger où le maximum est déjà attribué aux fruits ;

— à la 7e récolte (70 jours), aux fruits (40 % en moyenne), à l'exception de *M. tornata* cv. Murrayland, *M. littoralis*, *M. laciniata*, *M. scutellata*, et *M. intertexta* où l'allocation reste favorable aux tiges par rapport à la biomasse totale. Chez ces derniers taxons, l'effort de reproduction, allocation à l'élaboration des fleurs et des fruits, est inférieur à 35 %. Lorsque cette proportion varie entre 37 et 39 %, elle égale celle des ressources allouées aux tiges (*M. orbicularis*, *M. truncatula*, à l'exception du cv. Cyprus). L'effort varie entre 40 et 57 % chez *M. polymorpha*, *M. tornata* cv. Tornafeld, *M. dolata* et *M. minima*. *M. laciniata* demeure avec 12 % de son énergie allouée aux racines et présente l'effort le plus faible.

L'origine de ces variations entre espèces peut être parfois la récolte d'une partie de la plante. Uneousse de *M. laciniata* représente 3 % d'investissement à la 7e récolte. De même, il est parfois difficile de récolter toutes les feuilles d'un individu. Toutes les variations possibles ne peuvent être facilement rattachées à un facteur ; les origines de variation restent diverses et souvent non maîtrisables. Cependant on peut tout de même constater que la variation, de la proportion maximale par catégorie d'organes, dans le temps, semble avoir un sens et correspond à un stade déterminé de la vie d'une plante, en dehors de tout finalisme panglossien :

a — Les cotylédons prédominent à l'établissement par leur double fonction : d'une part, ils sont le siège de la transformation des réserves, d'autre part, ils incorporent un nouveau matériel (IBN TATTOU, 1981), d'où le maximum de ressources qui leur est alloué,

b — Le maximum est ensuite dirigé vers les racines. Celles-ci puisent les éléments nécessaires pour la croissance et fournissent un support à la plante. L'augmentation d'allocation est accompagnée de la diminution de celle allouée aux cotylédons et aux feuilles unifoliées,

c — Par la suite, chez la majorité des topodèmes, l'énergie est investie dans les feuilles ; leur activité photosynthétique est alors nécessaire à l'élaboration des autres structures, tiges et feuilles, et plus tard les fleurs et les fruits. Notons que ce phénomène s'accompagne d'une diminution de l'investissement alloué aux racines. A la 5e récolte, la proportion d'énergie dirigée vers les cotylédons devient nulle ou presque,

d — Les tiges, support des fruits, utilisent ensuite l'énergie,

e — Enfin, l'énergie est concentrée sur la formation des fruits, assurant la continuité de l'espèce. On peut distinguer 2 composantes, l'une rattachée à la génération suivante (graines) et l'autre liée aux structures associées. Cette phase est accompagnée normalement de la réduction et de proportion allouée aux autres structures, les racines et les feuilles, qui ne représentent plus respectivement que 6 et 16 %.

Aussi, à la 7e récolte, le tableau 2 montre que :

a — Si les topodèmes exprimant le plus grand effort produisent le plus grand nombre de graines par individu, ils présentent par contre la plus faible allocation d'énergie aux racines : *M. polymorpha* cv. Circle Valley, *M. tornata* cv. Tornafeld, etc.

b — *M. laciniata*, à faible effort reproductif, produit le plus faible nombre moyen de gousses avec la plus grande proportion d'assimilats allouée aux racines.

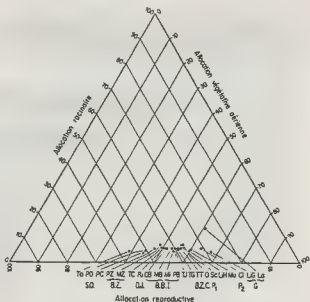


FIG. 1. — Représentation triangulaire de l'allocation reproductrice et de l'allocation racinaire chez des luzernes annuelles à la septième récolte (IBN TATTOU, 1981).

Le cv. Tornafeld présente le plus grand nombre de fleurs par inflorescence.

Une tendance générale semble donc exister entre l'effort reproductif et le nombre de fruits et de graines par individu (Tableau 2). Le coefficient de corrélation entre ces variables et l'effort racinaire indique que :

a. le nombre de gousses et de graines par individu et l'allocation reproductrice varient significativement dans le même sens ;

b. l'allocation racinaire diminue significativement quand augmente l'effort reproductif ($r = -0,51$, d.d.l. = 19, $\alpha = 0,05$) ou le nombre moyen de gousses ($r = -0,46$) produites par individu.

4. DISCUSSION

L'approche globale faite par l'estimation de l'allocation des ressources montre que les modèles particuliers concordent avec la thèse. Certaines variations ont été notées dont l'interprétation reste difficile. Cette obscurité est inhérente aux concepts utilisés : l'« effort reproductif » ne tient pas compte par exemple, des organes qui se détachent, difficilement récupérables, et qui constituent une partie des coûts.

A l'aide du marquage au ^{14}C (voir plus loin), par contre, on a pu montrer une migration intense d'assimilats à partir de la plupart des organes végétatifs, lors de l'initiation florale et du développement des organes reproducteurs. Ce phénomène est très amplifié lorsqu'il s'agit de plantes annuelles (HAEGEL, 1981).

La compréhension des variations dans les modèles de localisation (pour les espèces étudiées l'effort reproductif s'étale de 25 à 47 %) peut être aussi améliorée en augmentant le

nombre de récoltes échelonnées et en introduisant un facteur environnemental (voir plus loin), tel que la contrainte hydrique. BELL et al. (1979) ont constaté que la localisation racinaire peut se maintenir à 22 % vers la fin du cycle, mais

sans trouver de différences significatives dans cet investissement entre 2 sites, l'un humide, l'autre sec. Cependant, on peut postuler que dans certains cas un milieu édaphique sec favorise une allocation relative élevée de biomasse aux

TABLEAU 2
Relations entre l'allocation reproductive, l'allocation racinaire, le nombre moyen de gousses par individu et le nombre moyen de graines par individu chez les luzernes annuelles étudiées

— Variation de l'allocation reproductive, de l'allocation racinaire, du nombre moyen de fruits par individu et du nombre moyen de graines par individu

b — Coefficients de corrélation calculés et leur significativité (IBN TATTOU, 1981)

a	Allocation reproductive	Allocation racinaire	Nombre de fruits	Nombre de graines
<i>M. truncatula</i>				
cv. Cyprus	44,43	6,17	47,9	355
cv. Ghor	39,09	5,74	20,1	163
cv. Jemalong	38,86	6,02	43,1	270
var. iricyla	37,49	6,13	90,0	513
<i>M. tornata</i>				
cv. Tornafeld	56,53	4,76	122,2	513
cv. Murrayland	34,68	5,27	44,6	268
<i>M. litoralis</i>				
var. litoralis	28,62	4,63	54,4	283
cv. Harbinger	35,32	4,73	53,8	274
<i>M. polymorpha</i>				
cv. Circle Valley	51,99	3,86	190,3	990
var. brevispina	40,33	5,84	187,7	582
var. polymorpha S.O.	50,75	5,29	92,1	581
var. polymorpha D.J.	44,14	5,53	95,3	496
var. polymorpha B.Z.	44,10	5,40	154,3	879
<i>M. dolosa</i>				
var. dolosa B.B.I.	42,90	5,98	32,6	124
var. muricata B.B.I.	41,24	5,97	36,3	142
var. B.Z.	44,34	7,44	17,9	91
<i>M. orbicularis</i>	37,27	7,20	40,3	637
<i>M. lacinata</i>	25,58	14,20	8,1	55
<i>M. scutellata</i>	36,37	7,38	23,4	89
<i>M. intertexta</i> var. ciliaris	30,96	6,07	25,4	180
<i>M. minima</i>	41,69	4,99	224,3	1077

b

	Allocation racinaire	Nombre de fruits	Nombre de graines
Allocation reproductive	-0,51	0,51	0,51
Allocation racinaire	—	-0,46	-0,45

α	5 %	2 %
d.d.l.		
19	0,43	0,50

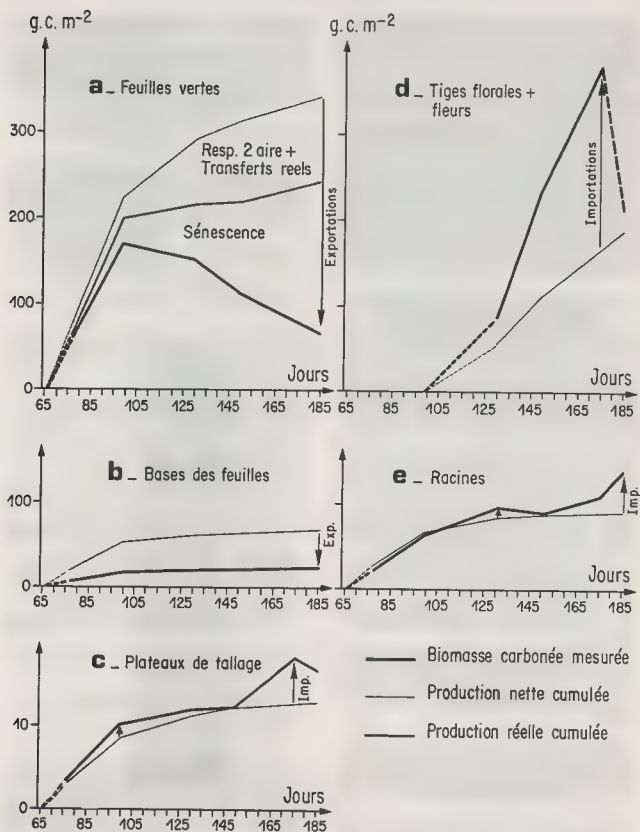


FIG. 2. Comparaison entre production nette (simulée) et variations de biomasse pour les différents organes de *Dactylis glomerata* (L.) pendant une saison de végétation (Pour les feuilles vertes, sont également figurées les variations de production réelle). (d'après SHAKIBA, 1983, modifié).

racines. Ainsi, chez les herbacées de zone tempérée, l'investissement dans les racines est souvent plus grand en sol sec (BRAY, 1963; STRUICK & BRAY, 1970), bien que d'autres observations montrent qu'un milieu humide, voire aqueux, «favoriserait» la croissance des racines.

L'investissement dans les racines chez *M. laciniata* a pu être retenu par la sélection dans le milieu aride, presque steppeique, d'où elle provient.

La compréhension de telles variations reste donc entièrement tributaire de la connaissance des conditions de survie d'un topodème. En l'absence de telles informations, toute interprétation est spéculative.

Il convient de souligner que les topodèmes montrent des combinaisons des 3 variables d'investissement : reproductif, racinaire et végétatif, d'autant plus voisines qu'ils proviennent de la même station (Figure 1). Il faut préciser que certaines caractéristiques sont communes aux milieux de récolte : végétation ouverte, proximité d'une perturbation, sécheresse poussée. L'ensemble de ces conditions constitue une série d'événements.

CINÉTIQUE DE L'INVESTISSEMENT CHEZ UNE ESPÈCE PÉRENNE : APPROCHE PHYSIOLOGIQUE (Exemple du Dactyle)

SHAKIBA (1983) a étudié la répartition des assimilats carbonés et la production dans un peuplement de *Dactylis glomerata* L., à l'aide de marquages courts *in situ* au $^{14}\text{CO}_2$ durant une saison de végétation. La dynamique de croissance des différents organes a été décrite à partir des mesures de variations de biomasse verte quant à la stratégie de reproduction de l'espèce. On a déterminé ensuite à l'aide du ^{14}C les modalités de répartition et d'utilisation des assimilats carbonés en fonction des stades phénologiques. Une tentative de simulation mathématique de la production conduit à une répartition relative de 58 % pour les feuilles, 27 % pour les tiges florales et seulement 15 % pour les racines et les plateaux de tallage, ceci pour un cycle entier de végétation. Il s'agit des valeurs relatives de la production nette calculées à partir d'un modèle basé sur la dynamique du ^{14}C .

À l'examen de la Figure 2, où sont figurées les courbes de production nette (simulée) et de variation de biomasse pour chacun des organes, on constate que :

1 — Les feuilles et les bases des tiges et gaines sont nettement exportatrices, alors que les organes reproducteurs sont importateurs ;

2 — Pour les racines et les plateaux de tallage, la tendance varie pendant la période de mesure. Dans tous les cas, pendant cette période, ils ont été le plus souvent importateurs comme le traduit le positionnement des courbes de variation de biomasse et de production. Ceci est caractéristique de la pérennité.

EFFECT DIRECT ET EFFET ASSOCIÉ D'UNE MODIFICATION DES RESSOURCES SUR LA RÉPARTITION DES ASSIMILATS (Exemple du Trèfle violet)

La répartition de la matière sèche chez *Trifolium pratense* L. a été étudiée dans ses aspects végétatifs par prélèvements échelonnés et exprimée selon l'âge foliaire de la plante (nombre de feuilles principales) pour des situations de contrainte

nutritionnelle en potassium et de concurrence intra ou interspécifique.

Dans les deux cas, l'investissement des ressources s'effectue toujours au profit des pétioles et des limbes de premier ordre au détriment des tiges et des racines. Rappelons que l'ordre d'une feuille est son rang lié à l'émergence sur la plante (MAITRE et al., 1985).

1. EFFET DIRECT : contrainte (Figure 3)

L'insuffisance nutritionnelle du milieu modifie à âge foliaire égal la répartition des assimilats : une grande partie (jusqu'à 16 %) en est perdue par sénescence précoce des limbes et pétioles de premier ordre. La proportion allouée aux tiges devient nulle en situation de carence.

2. EFFET ASSOCIÉ : concurrence (Figure 4)

Soumis à la gêne occasionnée par des voisins de la même

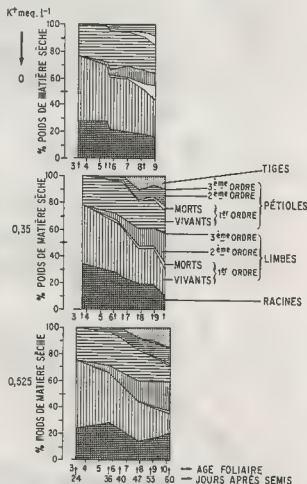


FIG 3 — Répartition de la matière sèche chez *Trifolium pratense* L. selon l'âge de la plante et l'apport nutritif en potassium (individus isolés, solutions nutritives, conditions contrôlées).

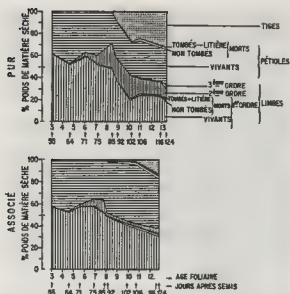


FIG 4. — Répartition de la matière sèche chez *Trifolium pratense* L. selon l'âge de la plante et le type de concurrence (400 plantes m², parcelles, conditions extérieures).

espèce (culture pure) ou d'une espèce différente (association), l'individu modifie la répartition de ses assimilats dès l'âge foliaire 5 à 7 en favorisant les tiges (32 %) dans le cas de la concurrence intraspécifique et les pétioles (47 %) dans le cas de la concurrence interspécifique sans changer le pourcentage alloué aux limbes (36 et 37 %). Cependant la répartition au sein de l'ensemble des limbes n'est pas identique ; une proportion plus faible (4 à 12 % selon l'âge) en association est répartie entre les limbes d'ordre 2 et 3 (10 à 22 % selon l'âge en culture pure). Une sénescence plus précoce conduit à une perte de matière sèche plus élevée dans le cas de la concurrence interspécifique (4 % se retrouvent dans la litière contre 2, 5 % en culture pure).

L'analyse de la répartition des ressources selon les types d'organes végétatifs montre une tendance générale à la limitation de la ramification entraînant une activité assimilatrice non relayée des limbes de premier ordre et par conséquent un épuisement plus rapide de ceux-ci. Pour l'individu en croissance la contrainte ou la concurrence entraîne globalement les mêmes effets.

Cette démarche combine l'approche globale et l'approche par la démographie de la «méta-population» d'organes.

VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DE L'ALLOCATION DES RESSOURCES (Exemple du Dactyle)

On a comparé chez *Dactylis glomerata* L. ssp. *hispanica*, les descendances de 2 croisements entre parents d'origine très proches en faisant varier 2 paramètres du milieu : l'alimentation en eau (optimale H₂ ou demi-optimale H₁) et l'offre en azote (sans apport d'engrais N₀ et avec apport d'engrais N₁). Parmi les nombreux caractères mesurés sur chaque individu, deux concernent des types d'investissement différents :

1. La dimension des organes, ici le poids moyen d'un limbe en mg ;

2. Le nombre d'organes, ici le nombre de tiges.

La figure 5 donne le graphe de dispersion des individus pour ces 2 caractéristiques, par croisement, dans deux milieux pauvres en azote, mais où l'alimentation en eau varie. Bien que les parents ne soient pas éloignés, on observe des différences de réponse entre croisements. Les descendances de C₂ investissent plus dans la dimension des limbes et ceux de C₃ dans le nombre de tiges et ces tendances contrastées s'accroissent lorsque l'offre en eau n'est plus limitante. Enfin, en milieu limitant par l'azote, il existe une relation négative entre dimensions des limbes et nombres de tiges : les individus à grand nombre de tiges ont de petits limbes. Si l'azote n'est plus limitant (Fig. 6), cette relation s'inverse et les deux croisements sont très nettement différenciés dans leur réponse à l'alimentation en eau : C₂ investit, dans ces conditions, la plupart de ses ressources dans une augmentation très importante de la dimension des limbes. Les différences s'expriment plus nettement en milieu non contraint.

Ces résultats mettent bien en évidence l'existence d'une héritabilité de la réponse de l'allocation des ressources aux offres de l'environnement.

JACQUARD et HEIM (1983) ont montré, par ailleurs, que deux populations de *Dactylis glomerata*, provenant d'environnements contrastés, si elles investissent toutes les deux 2/3 de leur matière sèche dans les tiges et les panicules, diffèrent surtout par rapport à leur allocation entre panicules et tiges ; le rapport panicule/tige d'une population de milieu contrôlé par l'homme est de 0,42, comparé au rapport de 0,80 dans une population de milieu «naturel». Ces différences de répartition de la matière sèche se superposent à une variabilité importante intra-population. Non seulement les populations diffèrent mais des différences de même se rencontrent

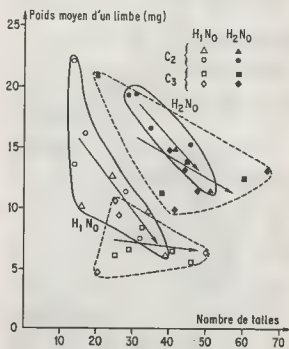


FIG 5. — Graphe de dispersion des individus en fonction de la dimension des organes (poids d'un limbe) et du nombre d'organes (talles) chez *Dactylis glomerata* L. ssp. *hispanica*, en milieu limitant en azote.

entre génotypes d'une même population. La situation est la même chez *Arrhenatherum elatius* avec un rapport nombre de panicules/nombre de talles de 0,42 dans une population du même milieu contrôlé par l'homme contre 0,59 dans une population de milieu «naturel».

CONCLUSION

Au cours de la croissance, on constate qu'il existe des priorités dans la répartition de la biomasse. C'est une évidence qu'à la fin du cycle le maximum de la biomasse est investi dans la reproduction. A ce stade du développement, les parties végétatives ne s'accroissent plus, il ne saurait en être autrement. Cependant, les variations constatées dans la répartition restent difficiles à interpréter.

IBN TATTOU (1981) a pu mettre en évidence chez les *Medicago* annuelles qu'au terme du cycle : plus un topodème produit de gousses plus il présente une allocation reproductive élevée, ce qui n'est pas aussi évident que l'on pourrait le penser à première vue. On peut en conclure que le poids moyen d'une gousse est relativement moins variable que leur nombre.

IBN TATTOU montre aussi que les topodèmes provenant du Maroc montrent des combinaisons d'allocations d'autant plus voisines qu'il proviennent d'une même station.

La dernière phase du cycle est celle qui va de la floraison à la fécondation. On peut noter que l'autofécondation, indépendante des agents extérieurs, tend à augmenter la fertilité et par conséquent le nombre de descendants, aux dépens d'une «vigueur» qu'apporterait l'allogamie.

Ce sont ces propriétés qui facilitent essentiellement la conquête des milieux.

Ainsi le cycle biologique des plantes peut être conçu comme une suite de compromis. De même qu'il serait invraisemblable que l'autofécondation soit un produit du hasard, il serait impensable que ce caractère ait pu être sélectionné indépendamment d'autres. Pour mieux exploiter un milieu qui n'est favorable que par intermittence, le cycle le mieux adapté est le cycle annuel. On peut souligner que l'association d'un ensemble d'attributs a été souvent mise en évidence (GRIME et HUNT, 1975).

Certes la problématique de la «perception» du milieu par une plante reste posée.

Bien que certaines études récentes aient commencé à s'intéresser à l'allocation des ressources aux fonctions, mâle et femelle, chez les plantes bisexuées (LOVETT DOUST, 1980; LOVETT DOUST et HARPER, 1980), leur interprétation est difficile. L'investissement dans le sexe doit être relié au taux d'autofécondation (CHARNOV, 1982). Il existe quelques données concernant l'une des hypothèses possibles. Il s'agit du modèle prévisionnel de compétition localisée pour les appariements (Local mate competition, ou LMC, des auteurs de langue anglaise). Ce modèle prévoit que l'investissement relatif à la fonction mâle présente une décroissance au fur et à mesure que le taux d'autofécondation augmente. Autrement dit, plus la compétition entre grains de pollen non apparentés augmente, plus la quantité de ressources affectée à la fonction mâle augmente. LEMEN (1980) a étudié l'investissement relatif dans la fonction sexuelle mâle à l'aide du rapport :

$$C = \frac{\text{volume total des anthères de la plante}}{\text{poids total des graines}}$$

dans lequel le facteur C est un facteur de conversion utilisé pour rendre comparable le volume des parties mâles et le poids.

Appliquant cette méthode à des espèces monoïques hautement autogames, il estime qu'en général moins de 5 % des ressources d'un individu sont dépensées en fonction mâle.

Dans une série d'articles, CRUDEN (1976, 1977) a proposé le rapport grain de pollen sur ovules (P/O) dans une population végétale comme un bon indicateur du système de reproduction de l'espèce. Pour un échantillon d'espèces allant des cléistogames aux allogames obligatoires, les rapports P/O moyens vont de 4,7 à 5859. CRUDEN (1977) explique ces données d'une manière très différente de l'hypothèse de LMC, à l'aide de la notion d'efficacité du système de pollinisation, reliée entièrement au problème de la fourniture de pollen pour produire des graines. Selon CHARNOV, le pollen n'existe pas en vue d'assurer la production de graines, mais comme un équivalent (des graines) en tant que moyen d'augmenter l'ajustement. Par conséquent, le rapport P/O ne serait pas un équivalent strict de l'investissement relatif mâle-femelle. Selon une hypothèse très simple, ce rapport dépendrait de 3 facteurs : la dimension des graines, le nombre de grains de pollen, le nombre de graines.

Un troisième exemple de test de l'hypothèse LMC est donné par des travaux de LLOYD (1972 a et b) et le qua-

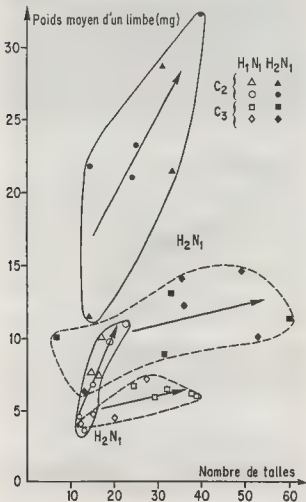


FIG. 6. — Graphe de dispersion des individus en fonction de la dimension des organes (poids d'un limbe) et du nombre d'organes (talles) chez *Dactylis glomerata* L. ssp. *hispanica*, en milieu non limitant en azote.

trière est le travail de SCHOEN (1981) sur certaines populations californiennes d'une annuelle de printemps, *Gilia achilleifolia*. Chez cette espèce, il existe une relation linéaire négative entre le rapport :

$$\frac{\text{investissement mâle}}{\text{investissement femelle}}$$

et le taux d'autofécondation, ce qui implique un phénomène de dépression dû à la consanguinité.

La quantité relative d'énergie dépensée pour la production de graines peut être évaluée par l'investissement dans la reproduction. Lorsque cette production implique la sexualité, la pollinisation est nécessaire. Effectuée par les insectes ou par les oiseaux, l'attraction des fleurs représente un investissement. Dans le cas d'une fécondation libre par le vent, un nombre élevé de grains de pollen est requis. Par exemple, «l'investissement dans la pollinisation», mesuré par le rapport pondéral du pollen aux graines, est corrélé avec le taux de pollinisation libre chez une espèce de riz sauvage (OKA et SANO, 1981; OKA et CHARNOV, 1982). A partir de données concernant *Oryza perennis*, on a obtenu une relation extrêmement nette ($r = -0.79$) entre ce rapport et le taux d'autofécondation.

En définitive, l'allocation des ressources ne prend sa véritable signification évolutive que :

1. Si l'on considère l'individu comme un moyen de transmettre une certaine information héréditaire, et non comme une fin en soi ;
2. Si on rapporte cette allocation au problème plus général de la sexualité.

RÉFÉRENCES

- BARBALLI (R.), BLANDIN (P.), 1980 — La notion de stratégie adaptative : sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. In *Recherches d'Écologie Théorique. Les Stratégies adaptatives*. Maloine s.a., Paris, 1-27.
- BELL (K.L.), HIATT (H.D.), NILES (W.E.), 1979 — Seasonal changes in biomass allocation in eight winter annuals of the Mojave desert. *J. Ecol.*, 67, 781-787.
- BLONDEL (J.), 1979 — *Biogéographie et Ecologie*, Masson, Paris.
- BRAY (J.R.), 1963. — Root production and the estimation of net productivity. *Canadian Journal of Botany*, 41, 65-72.
- CHARNOV (E.L.), 1982. — *The theory of Sex Allocation*, Monographs in Population Biology, 18, Princeton Univ. Press, New-Jersey, 355 p.
- CODY (M.L.), 1966. — A general theory of clutch size. *Evolution*, 20, 174-184.
- COLE (L.C.), 1954. — The population consequences of life history phenomena. *Q. Rev. Biol.*, 29, 103-137.
- CRUDEN (R.W.), 1976. — Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios, in : J. Burley et B.T. Styles (eds.), *Variation, Breeding and Conservation of Tropical Forest Trees*. Academic Press, pp. 171-178.
- CRUDEN (R.W.), 1977. — Pollen-ovule ratios : a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31 : 32-46.
- FISHER (R.A.), 1930. — *The genetical theory of natural selection*, O.U.P., Londres.
- FOULDS (W.), 1978. — Response to soil moisture supply in three leguminous species. I. Growth, reproduction and mortality. II. Rate of N_2 (C₂H₂) — fixation. *New Phytol.*, 80, 533-545, 547-555.
- GADGIL (M.), SOLBRIG (O.T.), 1972. — The concept of r- and K-selection : evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Amer. Natur.*, 106, 14, 31.
- GRIME (J.P.), HUNT (R.), 1975. — Relative growth rate : its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.*, 63, 393-422.
- HAEGEL (B.), 1981. — Répartition et devenir du carbone assimilé par une légumineuse annuelle. Mémoire de D.E.A., USTL, Montpellier, 18 p.
- HARPER (J.L.), OGDEN (J.), 1970. — The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.*, 58, 681-698.
- HEYNE (C.C.), 1963. — The annual species of *Medicago Scripta Hierosolymitana* 12, Magnes, Jerusalem, 1-154.
- HICKMAN (J.C.), 1977. — Energy allocation and niche differentiation in four coexisting annual species of *Polygonum* in western North America. *J. Ecol.*, 65, 317-326.
- HICKMAN (J.C.), PITELKA (L.F.), 1975. — Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants. *Oecologia*, 21, 112-121.
- IBN TATTOU (M.), 1981 — Biologie comparée de quelques *Medicago* annuelles : étude d'échantillons récoltés au Maroc (région de Taza) et de cultivars australiens. Thèse Doct. 3e cycle, Ecologie générale et appliquée, USTL, Montpellier.
- ISTOCK (C.A.), 1982. — Some theoretical considerations concerning life history evolution, in : *Evolution and Genetics of Life Histories*, H. Dingle et J.P. Hegman, Ed., Springer Verlag, New-York, 7-20.
- JACQUARD (P.), HEIM (G.), 1983. — *Démographie Strategies and Originating Environment, in Disturbance and Ecosystems components of response*, H.A. Mooney et M. Godron (éd.), Springer-Verlag, Berlin, 226-239.
- LACK (D.), 1954. — *The natural regulation of animal numbers*, Clarendon Press, Oxford.
- LEMEN (C.), 1980. — Allocation of reproductive effort to male and female strategies in wind-pollinated plants. *Oecologia*, 45, 156-159.
- LESINS (K.), LESINS (I.), 1979. — Genus *Medicago* (Leguminosae), a taxogenetic study. W. Junk, publ., The Hague, 228 p.
- LLOYD (D.G.), 1972a. — Breeding systems in *Cotyla* L. (Compositae, Anthemidae). I. The array of monoecious and dioecious systems. *New Phytol.* 71 : 1181-1194.
- LLOYD (D.G.), 1972b. — Breeding systems in *Cotyla* L. (Compositae, Anthemidae). II. Monoecious populations. *New Phytol.* 71 : 1195-1202.
- LOVETT DOUST (J.), 1980. — Floral sex ratios in andromonoecious Umbelliferae. *New Phytol.*, 85 : 265-273.
- LOVETT DOUST (J.), HARPER (J.L.), 1980. — The resource costs of gender and maternal support in an andromonoecious Umbellifera, *Smyrnum olusatrum* L. *New Phytol.*, 85 : 251-264.
- MAC ARTHUR (R.H.), WILSON (C.O.), 1967. — *The Theory of Island Biogeography*. Princeton : Princeton University Press.
- MAC COMB (J.A.), 1974. — Annual *Medicago* species with particular reference to those occurring in Western Australia. *J. Roy. Soc. West Aust.*, 57, 81-96.
- MAITRE (J.P.), ASSEMAT (L.), JACQUARD (P.), 1985. — Croissance du Trèfle violet (*Trifolium pratense* L.) en association avec du Ray-Grass d'Italie (*Lolium multiflorum* Lam. ssp. *italicum*). I. Description de l'organisation morphologique du Trèfle. II. Démographie des organes, biomasse et interférences biologiques. *Agronomie* 3 et 4 (sous presse).
- OKA (H.I.), 1983. — Life-History Characteristics and Colonizing Success in Plants. *Amer. Zool.*, 23 : 99-109.
- OKA (H.I.), SANO (Y.), 1981. — Differentiation of *Oryza perennis* populations in adaptive strategy. In : *USSR Academy of Science (ed.), Problems in general genetics* (Proc. XIV ICG), II (1) : 68-85. MIR Publ., Moscou.

- PIANKA (E.R.), 1970. — On r- and K-selection *Amer. Nat.* 104, 592-597
- PRIMACK (R.B.), 1979 — Reproductive effort in annual and perennial species of *Plantago* (Plantaginaceae). *Americ. Natur.*, 114, 51-62
- SCHOEN (D.J.), 1981. — The evolution of self-pollinisation in *Gilia achilleifolia* (Polemoniaceae). Ph. D. Thesis, University of California, Berkeley
- SCHWARTZ (D.), 1963. — Méthodes statistiques à l'usage des Médecins et Biologistes. Editions Medicales, Flammarion, Paris.
- SHAKIBA (M.R.), 1983. — Répartition des assimilats carbonés et production dans un peuplement de *Dactylis glomerata* L. Thèse Doct. 3e cycle, Ecologie générale et appliquée, U.S.T.L., Montpellier, 102 p
- STRUICK (G.J.), BRAY (J.R.), 1970. — Root-shoot ratios of native forest herbs and *Zea mays* at different soil-moisture levels. *Ecology*, 51, 892-893
- TURKINGTON (R.A.), CAVERS (P.B.), 1978 — Reproductive strategies and growth patterns in four legumes. *Canad. J. Bot.*, 56, 413-416.
- WILLIAMS (G.C.), 1966 — Adaptation and natural selection Princeton Univ. Press

ÉTUDE DE L'INTRODUCTION ACCIDENTELLE DE *DENDROBAENA RUBIDA TENUIS* (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) A L'ILE DE LA POSSESSION

par Yves FRENOT

U.A. 606 (C.N.R.S.) — Programme BIOSOL/T.A.A.I.
Station Biologique de Paimpont — 35390 PLELAN-LI-GRAND

MOTS-CLÉS : Oligochaeta - Subantarctique - Introduction - Structure des peuplements - Compétition

KEY-WORDS : Oligochaeta - Subantarctic - Introduction - Population structure - Competition

RÉSUMÉ

La faune lombricienne des îles subantarctiques comprend des Acanthodrilidae à endémisme relatif et quelques Lumbricidae du genre *Dendrobaena*, introduits accidentellement à des périodes généralement anciennes.

Nous assistons sur l'île de la Possession, dans l'archipel Crozet, à la colonisation récente (moins de 10 ans) de *Dendrobaena rubida tenuis* aux alentours de la base permanente A. Faure.

Une cartographie de son aire d'extension autour des bâtiments montre que cette espèce colonise rapidement et préférentiellement les milieux herbacés. La présence de ce ver n'affecte pas les densités et les biomasses des vers autochtones, mais elle modifie la structure des peuplements endémiques dans les milieux herbacés. Plusieurs hypothèses sont envisagées pour expliquer ces résultats.

ABSTRACT

Undesigned introduction of *Dendrobaena rubida tenuis* (Oligochaeta, Lumbricidae) in Possession Island (Crozet archipelago)

The terrestrial oligochaeta fauna of the subantarctic islands is represented by some endemic Acanthodrilidae and one genus of Lumbricidae, *Dendrobaena*, which has been introduced in these islands a long time ago.

On the Ile de la Possession, in the Crozet archipelago, *Dendrobaena rubida tenuis* has colonized the site of the permanent station A. Faure for less than 10 years.

In this paper, its distribution area is described and the patterns of colonization are analysed. They show that the colonization of the herbaceous zone is effected more quickly than those of the fell-field zone. The density and the biomass of autochthonous earthworms is not modified by the presence of *D.r. tenuis* but the structure of the population is changed. Some hypotheses are proposed to explain these results.

INTRODUCTION

L'île de la Possession (46°25'S, 51°45'E) appartient à l'archipel Crozet, au sud de l'Océan Indien. C'est une île de faible superficie (146 km²), située à égale distance du continent Antarctique et du continent Africain (2.400 km). A 1.000 km à l'Ouest se trouve l'île Marion et à 1.500 km à l'Est, l'archipel de Kerguelen. Le climat tempéré froid y est caractérisé par des pluies abondantes (2.500 mm/an) et par de faibles amplitudes thermiques (2°C en hiver et 7°C en été). La localisation et les caractéristiques climatiques sont des éléments de définition d'une zone géographique subantarctique à laquelle est rattachée l'île de la Possession (HOLDGATE, 1964).

La faune lombricienne de cette île et, d'une manière générale, de toutes les îles du domaine sub antarctique, a été peu étudiée jusqu'à présent. Cependant, il est bien établi (BOUCHE, 1982) que celle-ci a deux composantes : 1) des vers à endémisme relatif, de la famille des Acanthodrilidae et de celle des Phreodrilidae et 2) des vers de la famille des Lumbricidae, introduits accidentellement sur ces îles à des périodes plus ou moins récentes.

L'île de la Possession semblait dépourvue de Lumbricidae, mais au cours d'une campagne de prospection en vue de cartographier les différentes espèces lombriciennes, nous avons observé la présence de *Dendrobaena rubida tenuis* (EISEN, 1874) à proximité de la base Alfred Faure.

L'objet de cette étude est de tenter de définir l'origine et la date probable de l'introduction de ce ver et d'établir la cartographie de son aire de répartition. Ce document de base nous permettra par la suite d'étudier la dynamique de la colonisation de *D.r. tenuis* à l'île de la Possession. Nous tenterons de plus d'analyser les relations entre cette nouvelle espèce et la faune lombricienne autochtone.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Afin de réaliser la cartographie de l'aire de colonisation de *D.r. tenuis*, nous avons quadrillé la zone d'étude selon un maillage de 10 m de côté. A l'intersection de chacune des lignes de ce quadrillage, nous avons effectué un prélèvement de 0,2 x 0,2 m de surface sur une profondeur de 0,1 m. En

effet, aussi bien les vers endémiques que le ver introduit appartiennent à la catégorie écologique des épigés (BOUCHE, 1972 et 1982) et nous ne les avons jamais observés à plus de 6 à 8 cm de profondeur.

Chaque prélèvement est aussitôt trié manuellement et toute la mésofaune et macrofaune du sol est récoltée et fixée dans une solution formolée à 4 % ; les comptages, pesées et déterminations sont effectués après retour en métropole.

En vue de délimiter plus précisément l'aire d'extension de l'espèce introduite, nous augmentons le nombre des prélèvements dans la zone de contact entre le milieu déjà colonisé et le milieu non encore colonisé.

Pour chaque point de prélèvement, nous notons les principales caractéristiques du milieu (microrelief du sol, nature du substrat édaphique, pH, recouvrement et nature de la végétation, humidité, enrichissements organiques éventuels), 230 prélèvements ont ainsi été réalisés sur une surface de 2 ha.

Quatre types de biotopes ont pu être échantillonnés (Tableau I). Le milieu IV, appelé zone enrichie, est lié à l'épandage de 2 égoûts issus de la base.

Les données obtenues à partir de cette prospection cartographique sont utilisées dans l'étude de la structure des peuplements (modèle de MOTOMURA).

TABLEAU I

Principales caractéristiques des milieux échantillonnés

Milieu	Nom	Sol	pH	Humidité	Recouvrement végétal	sp. végétales
I	Fell-Field	minéral	5,5	ressuyé	5 à 30 %	<i>Agrostis magellanica</i> <i>Azorella selago</i> Mousses sp.
II	Butte à <i>Poa cookii</i>	tourbeux hemist	6,5	ressuyé	100 %	<i>Poa cookii</i> <i>Pringlea antiscorbutica</i> <i>Acaena magellanica</i> <i>Blechnum penna-marina</i>
III	Tourbière	tourbe fibrist	6,0	noyé	100 %	<i>Agrostis magellanica</i> Bryophytes sp.
IV	Zone enrichie	tourbe fibrist	7,0	noyé	100 %	<i>Rumex acetosella</i> <i>Ranunculus repens</i> <i>Cerastium fontanum</i>

RÉSULTATS

Outre *D.r. tenuis*, 6 taxons de vers de terre ont été observés sur la zone (Tableau 2). *Phreodrilus crozetensis* (Mich. 1905) est un petit ver que l'on trouve en abondance en bord de mer, dans les zones enrichies (manchotières, laisses de mer). C'est le ver de l'île de la Possession qui possède la plus vaste distribution géographique puisqu'il est signalé en Terre de Feu, en Géorgie du Sud et à Kerguelen (STEPHENSON, 1930 ; TREHEN *et al.*, 1985).

Parmi les vers appartenant à la famille des *Acanthodrilidae*, seuls *Microscolex enzenspergeri* var. typique et *M. huykeni* var. typique ont fait l'objet d'une description détaillée (MICHAELSEN, 1905). Les autres taxons ont été différenciés sur des critères morphologiques et de distribution spatiale. Des études en cours permettront de préciser la place de ces animaux dans la classification systématique (BOUCHE et FRENOT, en cours).

ORIGINE DE L'INTRODUCTION
DE *D.R. TENUIS*

Au cours de la prospection générale de l'île, une attention

TABLEAU 2

Liste des principaux taxons de vers de terre récoltés autour de la base A. Faure

FAMILLE	Genre, espèce et variété
LUMBRICIDAE	<i>Dendrobaena rubra tenuis</i> EISEN 1874
PHREODRILIDAE	<i>Phreodrilus crozetensis</i> MICHAELSEN 1905
ACANTHODRILIDAE	<i>Microscolex enzenspergeri</i> var. typ. MICHAELSEN 1905 <i>Microscolex enzenspergeri</i> (var. <i>alba</i> ?) <i>Microscolex enzenspergeri</i> var. <i>nigra</i> ?) <i>Microscolex huykeni</i> var. typ. MICHAELSEN 1905 <i>Microscolex huykeni</i> (var. <i>halophila</i> ?)

particulière a été portée sur les anciens sites d'activité phoquière du XIX^e siècle où aucun Lumbricidae n'a pu être observé (Figure 1).

La base actuelle, située à 140 m d'altitude, à la limite de la zone de végétation, n'a jamais fait l'objet, à notre connaissance, d'activité humaine avant sa construction en 1964 par l'Administration du Territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises. Il est donc fort probable que *D.r. tenuis* ait été introduit accidentellement depuis cette date.

De plus, cette espèce est actuellement présente dans le terreau d'une petite serre qui fournit quelques légumes frais au personnel de la base. On peut donc penser que ce terreau est à l'origine de l'introduction, la contamination du milieu naturel ayant pu se faire par le ruissellement des eaux d'arrosage ou par le dépôt de terreau usagé en un point de la zone actuellement colonisée.

C'est en 1974 qu'a eu lieu la première importation de terreau sur l'île et on peut penser que *D.r. tenuis* n'est présent à la Possession que depuis moins de 10 ans.

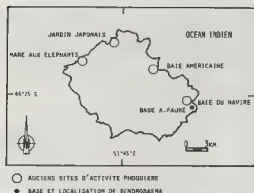


FIG 1. — Carte de l'île de la Possession. Localisation des anciens sites d'activités phoquières et de la base A. Faure, où a eu lieu cette étude.

RÉPARTITION DE *D.R. TENUIS* AUTOUR DE LA BASE

Au mois de septembre 1982, nous avons observé la présence de *D.r. tenuis* sur 0,86 ha autour des bâtiments de la base (Figure 2). Les milieux herbacés sont, d'une manière générale, les plus fortement colonisés (53 %). Cependant, l'abondance de cette espèce semble liée à deux paramètres principaux, l'aération du sol et de la litière et les enrichissements organiques (Tableau 3). Les plus fortes densités ont été observées sur la butte à *Poa coarctata* (Zone II) où la litière est très fragmentée, à structure grumeleuse, bien aérée et ressuée. Le ver introduit s'y distribue de la même manière que les vers endémiques et ceci est mis en évidence par la forte corrélation des abondances respectives des Acanthodrilidae et des Lumbricidae (test de SPEARMAN, $p < 0,01$).

Les plus faibles densités peuvent être associées soit à un engorgement du sol (tourbière), soit à un couvert végétal discontinu. Sur le fell-field, les vers sont strictement localisés sous les touffes épaisses de la végétation, sous lesquelles leur densité s'élève à 105 vers/m² (Tableau 3); si l'on tient compte du pourcentage de recouvrement végétal, cette densité ne dépasse pas 20 vers/m². Enfin, l'existence de 3 lots colonisés par cette espèce, situés au sud de la zone échantillonnée, ne

peut s'expliquer que par une contamination accidentelle plus récente (Figure 2).

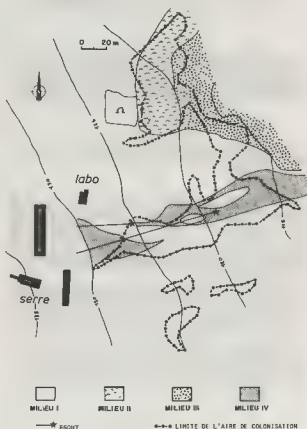


FIG 2. — Cartographie de l'aire de colonisation de *D.r. tenuis*.

Parmi les 4 biotopes distingués, seuls les milieux II et IV sont essentiellement colonisés. Ces milieux sont reliés par une étroite zone de fell-field où *D.r. tenuis* est présent. Celle-ci constitue probablement une zone de passage du ver introduit d'un milieu favorable à l'autre, dans l'hypothèse d'une contamination unique.

Outre une colonisation passive en milieu ouvert par les eaux de ruissellement, on peut donc envisager une colonisation active des milieux herbacés. Dans cette hypothèse, et si l'on estime l'âge de l'introduction à une dizaine d'années, la vitesse minimale de colonisation de *D.r. tenuis* est de l'ordre de 10 m par an, ce qui correspond à la vitesse estimée par MAZAUD et BOUCHE (1980) pour des espèces épigées.

TABLEAU 3

Densités de *D.r. tenuis* dans les 4 biotopes colonisés

MILIEU	N	DENSITÉ/m ² ± 2 SE
I	20	105 ± 46
II	17	624 ± 361
III	8	206 ± 167
IV	15	297 ± 136

INFLUENCE DE *D.r. tenuis* SUR LES VERS ENDEMIQUES

Pour chaque milieu, nous avons tenté de comparer les peuplements dits « purs » de vers endémiques, *i.e.* non associés à la présence du ver introduit, et ceux qui, au contraire, sont susceptibles de subir une éventuelle influence de *D.r. tenuis*.

1. DENSITÉS, BIOMASSES ET POIDS MOYENS INDIVIDUELS

Nous avons comparé les densités, les biomasses (poids formolés tubes digestifs pleins) et les poids moyens individuels (individus citellés) de *Microscolex enzenspergeri* var. typique dans les quatre biotopes et selon la présence ou l'absence de *D.r. tenuis* (Tableau 4) et réalisé le même type de comparaison pour tous les taxons endémiques présents dans notre échantillonnage.

Il ressort de cette étude qu'aucune différence significative ne peut être mise en évidence entre les deux catégories de peuplements, tant au niveau des densités que des biomasses (Tests de WILCOXON non significatif au seuil de 5 %).

De même, nous avons opposé les poids moyens individuels des vers citellés des différents taxons : ce critère ne différencie pas significativement les deux catégories de peuplements (Tests de WILCOXON au seuil de 5 %).

2. STRUCTURE DES PEUPELEMENTS

Afin de donner une image de la structure des peuplements de vers endémiques, nous avons constitué pour chaque biotope un diagramme rang - abondance numérique calculée à partir des densités (Fig. 3).

Parmi les quatre modèles d'ajustement à la distribution d'abondance classiquement utilisés (AMANIEU *et al.*, 1981), nous avons retenu le modèle log-linéaire de MOTOMURA ; les hypothèses sous-jacentes aux autres modèles (PRESTON, MAC ARTHUR et MANDELBROT) ne sem-

blent pas satisfaites dans notre cas ; en effet :

— le modèle de PRESTON convient mieux à une communauté dans laquelle la majorité des espèces sont moyennement abondantes

Les diversités spécifiques de nos peuplements, indicées par la valeur m , antilog de la pente (Tableau 5) sont relativement élevées. L'espèce dominante en densité dans tous les milieux est *M. enzenspergeri* var. typique.

— le modèle de MAC ARTHUR suppose que les communautés aient atteint un état d'équilibre, ce qui paraît peu probable dans notre cas, étant donné l'âge récent de l'introduction de *D.r. tenuis*.

— le modèle de MANDELBROT a encore été trop peu utilisé en Ecologie pour permettre les comparaisons entre les études.

Par contre, le modèle de MOTOMURA a déjà été appliqué à des peuplements de Lombriciens. LECORDIER et LAVELLE (1982) estiment qu'à un niveau stationnel, il doit s'ajuster aux distributions d'abondances observées.

Nous avons donc essayé de comparer son ajustement aux distributions des densités de chaque milieu, colonisé ou non. Le coefficient de corrélation linéaire r de chaque droite (Tableau 5) fournit une indication empirique sur la rigueur de l'ajustement (INAGAKI, 1967). On admet que pour $r > 0,99$, celui-ci est rigoureux, pour $0,98 < r < 0,99$, assez rigoureux, pour $0,95 < r < 0,98$, il devient approximatif, et pour $r < 0,95$, le modèle ne s'ajuste pas.

Ainsi, on constate (Tableau 5) que le modèle de MOTOMURA s'ajuste rigoureusement aux données relatives aux peuplements endémiques non associés à *D.r. tenuis* des milieux II et III, c'est-à-dire des milieux herbacés non enrichis, mais ne s'ajuste qu'approximativement en présence du ver introduit. Cette différence d'ajustement peut traduire le déséquilibre provoqué dans le peuplement endémique par la présence de *D.r. tenuis*.

Les cas des milieux I et IV sont plus complexes. On voit en effet que le modèle proposé s'ajuste mal aux distributions d'abondances des lombriciens endémiques, même si ceux-ci ne sont pas associés à *D.r. tenuis*. Ceci peut s'expliquer par la distribution très agrégative des vers au niveau des touffes de végétation en milieu de Fell-Field et au caractère permanent des perturbations liées au déversement d'effluents dans le milieu enrichi. Dans ces deux cas, l'utilisation du modèle de MOTOMURA ne permet donc pas de tester les modifications des peuplements endémiques soumis à la présence du ver introduit.

TABLEAU 4

Densités et Biomasses de *Microscolex enzenspergeri* var. typique en la présence et en l'absence de *D.r. tenuis* dans les quatre milieux échantillonnés

MILIEU	DENSITÉ nb/m ²		BIOMASSE g/m ²	
	Présence D.r.t.	Absence D.r.t.	Présence D.r.t.	Absence D.r.t.
I	86,8	97,7	5,3	18,1
II	357,4	522,2	18,3	32,3
III	370,2	226,1	22,7	14,7
IV	361,0	468,1	24,4	34,3

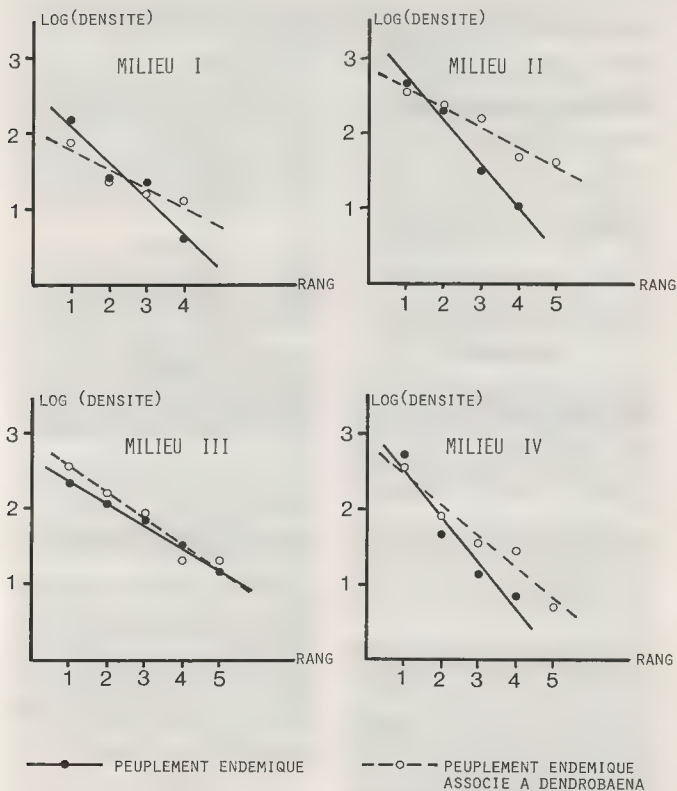
FIG. 3. — Diagramme Rang-abondance des peuplements de vers endémiques dans chaque milieu en la présence et en l'absence de *D. n. tenuis*.

TABLEAU 5

Résultats des ajustements du modèle de MOTOMURA aux distributions d'abondances des densités spécifiques des peuplements de vers de terre

VE : peuplements de vers endémiques — VE + I : peuplements de vers endémiques associés à D.r. tenuis

— : non-ajustement — + : ajustement approximatif

+ + : ajustement assez rigoureux — + + + : ajustement rigoureux

MILIEU	PEUPELEMENT	NB SP.	r	m	AJUSTEMENT
I	VE	4	0,952	0,334	+
	VE + I	4	0,927	0,564	—
II	VE	4	0,997	0,510	+ + +
	VE + I	5	0,974	0,452	+
III	VE	4	0,991	0,226	+ + +
	VE + I	5	0,974	0,266	+
IV	VE	5	0,961	0,243	+
	VE + I	5	0,970	0,385	+

DISCUSSION

Il n'est pas étonnant de constater que les Lumbricidae introduits dans les îles sub antarctiques appartiennent tous au genre *Dendrobaena* (SIMS, 1971; BOUCHE, 1982), et plus précisément à l'espèce *D. rubida tenuis*, car ces animaux sont épiques et affectionnent les lieux humides et riches en matières organiques (BOUCHE, 1972). Il est donc fort possible qu'ils aient été transportés sur de très longues distances par l'eau douce des navires par exemple, du temps des phoquiens aux XIXe siècle. C'est probablement ainsi qu'a dû être introduit *D.r.l. var. norvegicus* à Kerguelen (BOUCHE, 1982).

La présence de *D.r. tenuis* sur l'île de la Possession constitue à notre connaissance le seul cas d'introduction récente d'un ver de terre sur une île sub antarctique. La facilité avec laquelle cette espèce semble coloniser les milieux herbacés proches de la base est sans doute à mettre en relation avec d'une part, les conditions du milieu favorables (humidité et matière organique) et, d'autre part, ses capacités de reproduction parthénogénétique qui lui confèrent un fort pouvoir reproducteur.

Enfin l'absence de prédateurs naturels des vers de terre favorise, dans une certaine mesure, la colonisation rapide de *D.r. tenuis*. Parmi les très nombreux oiseaux présents sur l'île de la Possession, seuls *Chionis minor* et *Larus dominicanus* recherchent à l'occasion des lombriciens, mais ceux-ci ne constituent qu'une très faible part de leur régime alimentaire.

La réaction de la faune lombricienne endémique à cette colonisation n'est pas sensible. MAZAUD et BOUCHE (1980) ont montré que lors d'une introduction en surpopulation de lombriciens, la densité des autochtones au point de lâcher diminue. Dans notre cas, rien de semblable n'a été observé. Par contre, le peuplement endémique, du moins dans les milieux herbacés II et III, se modifie en présence de *D.r. tenuis*. Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer ce phénomène :

1ère hypothèse : *D.r. tenuis* modifie les caractéristiques du milieu qu'il exploite.

En effet, LECORDIER et LAVALLE (1982) ont montré que le modèle de MOTOMURA appliqué à des distributions d'abondances de lombriciens peut être un moyen de tester des perturbations de l'environnement. De plus, une telle modification du milieu par le ver introduit pourrait expliquer la forte corrélation entre les distributions des densités de *D.r. tenuis* et des espèces endémiques sur la butte à *Poa cookii*, celles-ci tirant avantages des perturbations de ce biotope.

2ème hypothèse : Compétition interspécifique

Les espèces en présence, exploitant en commun les premiers centimètres du sol, ont des exigences probablement très semblables. Aussi leur coexistence dans un même écosystème se pose-t-elle en termes de partage des ressources.

Cette cohabitation n'ayant apparemment aucun effet sur les densités des vers autochtones, la dimension spatiale de leurs niches écologiques ne semble pas affectée par la présence de *D.r. tenuis*.

Bien qu'une étude précise du régime alimentaire des ces Acanthodrilidae n'ait pas encore été entreprise (il faudra en particulier préciser la taille et la nature des éléments ingérés), on peut penser que les ressources trophiques de ces milieux colonisés ne constituent pas un facteur limitant. En effet, la nature tourbeuse de ces sols (excepté le sol minéral de Fell-Field où les vers sont naturellement peu abondants) assure à ces animaux un stock quasi inépuisable de nourriture. Du point de vue trophique, nous devons assister à la première phase de colonisation citée par BARBAULT (1981), dite phase «non-interactive» pendant laquelle la surabondance des ressources permet la coexistence des différentes espèces sans qu'intervienne entre elles la compétition.

Des études ultérieures devront permettre de préciser et de confirmer l'une et l'autre de ces hypothèses.

CONCLUSION

L'échantillonnage réalisé autour de la base A. Faure a permis de cartographier l'aire d'extension de *Dendrobaena*

rubida tenuis, Lumbricidae introduit accidentellement sur l'île de la Possession. En moins de 10 ans, cette aire atteint environ 0,86 ha et les densités observées semblent indiquer une bonne adaptation de ce ver aux nouveaux milieux herbacés.

Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence en ce qui concerne les densités et les biomasses des vers endémiques en présence ou en absence du ver introduit, mais l'étude de l'ajustement du modèle de MOTOMURA à nos données indique que *D.r. tenuis* modifie par sa présence la structure des peuplements endémiques, sans préjuger toutefois d'une éventuelle compétition interspécifique.

La poursuite de cette étude, qui permet de se placer à la fois en milieu naturel et dans des conditions expérimentales, devrait fournir des précisions sur la dynamique de colonisation de ce ver et l'évolution de ses relations avec la faune endémique, apportant ainsi des éléments nouveaux aux théories de l'insularité et des peuplements insulaires.

Remerciements

Nous tenons à remercier ici Monsieur l'Administrateur Supérieur du Territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises qui a bien voulu nous communiquer les renseignements relatifs aux dates d'importation du terreau sur l'île de la Possession, Monsieur le Professeur TREHEN pour sa critique de notre manuscrit ainsi que Th. PASQUERAULT pour son aide à la détermination des animaux collectés.

RÉFÉRENCES

- AMANIEU (M.), GONZALEZ (P.L.), GUELORGET (O.), 1981. — Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* 2 (3) : 265-286.
- BARBAULT (R.), 1981. — Écologie des populations et des peuplements. Ed. Masson, Paris : 1-200.
- BOUCHE (M.B.), 1972. — Lombriciens de France : Écologie et Systématique, INRA, *Annales de Zoologie-Ecologie animale* n° hors série, Paris : 1-671.
- BOUCHE (M.B.), 1982. — Les lombriciens des Terres Australes et Antarctiques Françaises. *Colloque sur les Écosystèmes Subantarctiques Paimpont 1981 - CNFRA* N° 51 : 175-180.
- HOLDGATE (M.W.), 1964. — Terrestrial ecology in the Maritime Antarctic. *Actes du premier symposium de Biologie Antarctique, 1962, Paris*. Ed. HERMAN, Paris : 181-194.
- INAGAKI (H.), 1967. — Mise au point de la loi de MOTOMURA et essai d'écologie évolutive. *Vie Milieu*, 18 (1 B) : 153-166.
- LECORDIER (C.) et LAVELLE (P.), 1982. — Application du modèle de MOTOMURA aux peuplements de vers de terre : signification et limites. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 19 (2) : 177-191.
- MAZAUD (D.) et BOUCHE (M.B.), 1980. — Introductions en surpopulation et migrations de lombriciens marqués. In *Soil Biology as related to Land Use Practices, C.R. VII Colloque int. Zool. Sol. Syracuse, New-York*, Ed. D. L. DINDAL EPA Washington 560/13-80-038 : 667-701.
- MICHAELSEN (W.), 1905. — Die Oligochaeta der Deutschen Südpolar Expedition 1901-1903. *Bd IX Zoologie*, 1 : 3-55.
- SIMS (R.W.), 1971. — Oligochaeta. In : Marion and Prince Edward Islands, Report on the South African Biological and Geological Expedition 1965-1966, Ed. E.M. VAN ZINDEREN BAKKER Sr., J.M. WITERBOTTOM and R.A. DYER, A.A. Balkema, Capetown : 391-393.
- STEPHENSON (J.), 1930. — The Oligochaeta. *Clarendon Press, Oxford* : 1-978.
- TREHEN (P.), BOUCHE (M.B.), VERNON (Ph.) et FRENOT (Y.), 1984. — Organization and Dynamics of the Oligochaeta and Diptera Populations on Possession Island. In : *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*, Ed. SIEGFRIED *et al.*, Springer, Berlin : 606-613.

L' «EFFET DE REPOSOIR» SUR LES ARTHROPODES ÉDAPHIQUES CONSÉQUENCE D'UNE ACCUMULATION EXCESSIVE D'EXCRÈMENTS DANS LES ZONES PÂTURÉES

par J.P. LUMARET et M. BERTRAND

Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul Valéry — 34032 MONTPELLIER Cedex France

MOTS-CLÉS : Consommation - Excréments - Système dystrophique - Mésofaune édaphique - Insectes Scarabéidés

KEY-WORDS : Consumption - Dung - Dystrophic system - Edaphic mesoarthropods - Scarabaeidae

TITRE COURANT : Pédofaune des zones de repos du bétail.

RÉSUMÉ

Les effets biologiques de dépôts ponctuels de matière fécale et de dépôts permanents et renouvelés de fèces sur de larges surfaces (reposoirs) sont analysés et comparés dans des conditions de climat méditerranéen. Un excrément isolé et enfoui par les insectes Scarabéidés coprophages stimule fortement les populations de microarthropodes (effet de fouie), conduisant à une résorption rapide de la ressource par le système édaphique. Une surcharge permanente constitue au contraire un engorgement de ce système : la ressource (matières fécales) n'est utilisée que par quelques espèces de Scarabéidés saprocoprophages alors que les populations édaphiques sont fortement déprimées. Malgré les densités d'insectes observées, la faible utilisation des excréments favorise la pérennité des reposoirs.

Les pratiques agricoles et pastorales modifient la structure des communautés édaphiques (GHILAROV, 1978 ; LEBRUN, 1979 ; WAUTHY, 1980). Certaines provoquent la réduction des effectifs (piétinement du sol et consommation de la production végétale) alors que d'autres stimulent ponctuellement ces mêmes populations (accroissement des ressources disponibles par les dépôts de fèces) (BLANDIN *et al.*, 1981 ; DAVIDSON, 1981). En effet, à partir de la ressource primaire consommée par le bétail s'élabore une ressource transformée (matière organique secondaire), disponible au niveau du sol et constituée par les excréments des Mammifères. L'enfouissement de la matière stercorale par les insectes coprophages en ralentit la dessiccation favorisant ainsi son utilisation ; sa consommation incomplète par les imago et les larves en laisse un reliquat important à la disposition de la mésofaune, de l'ordre de 60 à 80 % de la quantité enfouie (MYRCHA, 1973 ; LUMARET, 1980) (Fig. 1 A). Cette incorporation conduit à une lente eutrophisation du milieu (amélioration pastorale par fumure accélérant l'évolution du couvert végétal) alors qu'un dysfonctionnement des processus de recyclage entraîne l'intoxication du système par cette même matière fécale, dystrophie provoquant la disparition de la végétation.

En milieu méditerranéen, dans de vastes espaces soumis naturellement à des contraintes thermiques et hydriques importantes, le mode de gestion pastorale traditionnel tend à se modifier. On assiste à une augmentation importante de la

SUMMARY

Effect of excessive accumulation of manure on edaphic Arthropods in sheep resting-places

The authors analyze and compare biological effects induced either by a limited deposit of sheep faeces (single pads) or by a permanent accumulation of manure in sheep resting-places under Mediterranean climatic conditions. The burying of single pads by dung-beetles strongly stimulates microarthropods populations (crowding effect) and induces a rapid resorption of this resource by the edaphic system. An excessive accumulation of dung in the resting-places chokes up this system : the resource (fecal material) is only exploited by few species of saprocoprophagous beetles, while the edaphic populations of mites are strongly depressed. In spite of important insects densities, the low manure consumption explains the perennity of the dung layers.

charge instantanée en bétail, substituant à un élevage extensif un élevage en enclos permanents avec rotation des animaux dans les parcs. Ces modifications nous ont amenés à étudier les perturbations induites par ces processus sur la faune arthropodienne.

Deux aspects complémentaires de ce problème sont présentés ici :

— l'effet d'un dépôt ponctuel de matière fécale, avec ou sans intervention d'insectes coprophages, par une expérimentation *in situ* définissant les relations [fèces - bousiers - mésofaune] ;

— l'impact des dépôts « naturels » d'excréments accumulés sur plusieurs dizaines de m², pour une épaisseur de 3 à 10 cm. Ceux-ci existent dans les parcs clôturés en certains endroits privilégiés où se rassemblent les animaux (zone de couchage au pied de certains arbres : *Quercus ilex*, *Q. pubescens*) ; leurs déjections sont piétinées, émietées et s'accumulent, conduisant à la formation de « reposoirs ».

Les expérimentations ont été menées dans la station du Puech du Juge (commune de St. Gély-du-Fesc, Hérault), située à 10 km au Nord de Montpellier. Rappelons simplement que cette station expérimentale, dont les caractéristiques ont été exposées précédemment (BERTRAND & LUMARET, 1984), a déjà fait l'objet de plusieurs travaux sur

la minéralisation de la matière organique en milieu méditerranéen (RAPP & LOSSAINT, 1981).

I — EFFET D'UN DÉPÔT PONCTUEL ET LIMITÉ DE FÈCES

L'étude de l'inter-relation [excrément - bousiers - mésofaune] a été réalisée expérimentalement sur le terrain par des dépôts printaniers (avril) de fèces de brebis. Ces excréments, protégés par un filet métallique à mailles fines (≤ 1 mm), ont été soit mis en présence de différentes espèces de Bousiers, soit au contraire soustraits à leur action (Fig. 1 B). Le suivi de l'impact de l'enfouissement sur la mésofaune a été réalisé par dénombrements sous l'excrément dans les lots sans Bousiers et dans la zone d'enfouissement de la matière fécale dans les lots traités avec ces insectes. Ces valeurs ont été comparées à celles obtenues dans la parcelle en absence d'excréments (témoin). Tous les résultats ont été ramenés à une même masse de terre prélevée (3 kg) (BERTRAND & LUMARET, 1984).

En présence de fèces soustraites à l'action des insectes, on note qu'après un déficit passager de certains groupes de microarthropodes (dont les Oribates) par rapport au témoin (Fig. 2), la bouse détermine dans le sol sous-jacent un

accroissement général des densités de l'ensemble des groupes édaphiques dès la cinquième semaine après le dépôt, cette stimulation affectant notamment les Myriapodes de petite taille (*Polyxenus lagurus*, Symphyles et jeunes Diplopes).

En présence de fèces et de Bousiers, tous les groupes systématiques sont stimulés. Les Oribates, dont les effectifs sont déficitaires le premier mois, recouvrent dès la huitième semaine un taux supérieur à celui du témoin, leurs effectifs se maintenant ensuite durant de nombreuses semaines à un taux important, alors que la stimulation n'est plus entretenue dans le cas de la faune sous les excréments non travaillés par les insectes coprophages (fig. 3).

L'activité des Bousiers apparaît ainsi favorable à celle de la mésofaune, contribuant à l'absorption par le système édaphique de la ressource et à sa réutilisation (fragmentation, transformation et recyclage).

On constate donc qu'un dépôt local et limité de matière fécale entraîne une réaction différenciée de la faune, certains groupes étant plus rapidement stimulés que d'autres. L'apport de matière organique étant ici limité dans le temps et localisé dans l'espace, nous n'enregistrons pas une stimulation réelle des populations en place mais plutôt un flux migratoire à partir de la biocénose édaphique de la station.

La surcharge ponctuelle induit un phénomène de foule et l'observation d'une réponse négative le premier mois pour

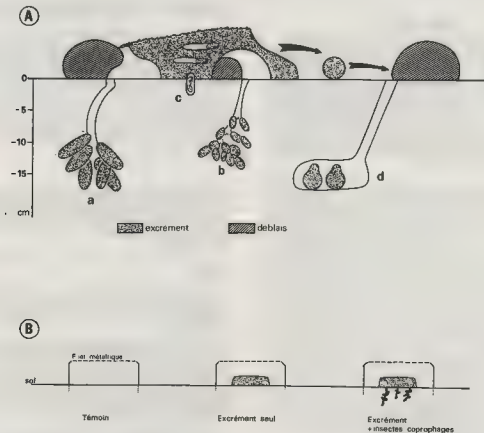


FIG. 1 A — Les différents modes d'utilisation et d'enfouissement des excréments par les Bousiers en garrigue : a et b : type paracopride (*Bubas* et *Onthophagus*); c : type endocopride (*Aphodius*); d : type télécopride (*Sisyphus*, *Scarabaeus*).

B. — Schéma du dispositif expérimental.

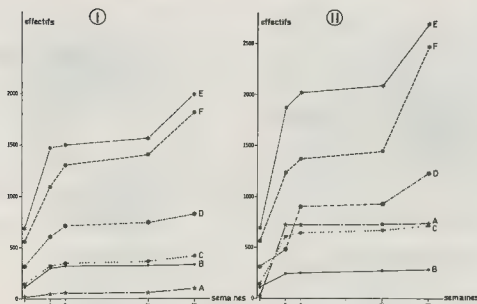


FIG. 2 — Valeurs cumulées des effectifs de mésofaune en fonction du temps
I : Temoin ; II : sous un excrément, en absence de bousiers.
(A : Myriapodes ; B : insectes divers ; C : Gamasides ; D : Oribates ; E :
Collemboles ; F : Acariens totaux).

certains groupes montre que l'excrément peut jouer d'abord le rôle d'un élément perturbateur.

Nous n'avons envisagé jusque là qu'un cas simple de dépôt de printemps. Mais il faut considérer qu'en climat méditerranéen existe une sécheresse estivale dont l'action sur la faune est importante (Fig. 4). En particulier, du fait d'une activité réduite durant cette période à la fois des coprophages et des microarthropodes, les dépôts estivaux de fèces restent inemployés.

En effet cette sécheresse détermine sur la mésofaune une diminution des densités, particulièrement sensible sur les populations de Collemboles et d'Acariens, alors que les densités mesurées sont déjà faibles en milieu de garrigues ouvertes et de pelouses méditerranéennes (BERTRAND & COINEAU, 1980).

Pour les insectes scarabéides coprophages, l'évolution annuelle et le nombre d'espèces actives suivent grossièrement les mêmes fluctuations, avec effectifs nombreux au printemps (période préférentielle de reproduction) et chute estivale de l'activité. Cette dernière ne reprend qu'à l'automne, au moment des pluies et avant les grands froids durant lesquels l'activité des insectes est ralentie.

En conséquence, la période estivale est la plus défavorable à la consommation de la bouse par déficit de l'activité des Bousiers et des microarthropodes édaphiques (Tableau I). Les dépôts estivaux seront consommés plus tard par certains Bousiers, en particulier *Aphodius elevatus*, après leur réhumectation par les pluies d'automne.

Le dépôt ponctuel de bouse peut ainsi être assimilé à une surcharge limitée en ressources dont l'utilisation, selon l'époque du dépôt, montre parfois un processus d'engorgement du système dû à des modifications passagères de ses potentialités de réponse. Ce phénomène de dépôt ponctuel est très différent du phénomène d'accumulation permanente d'excréments qui conduit à la formation des reposoirs.

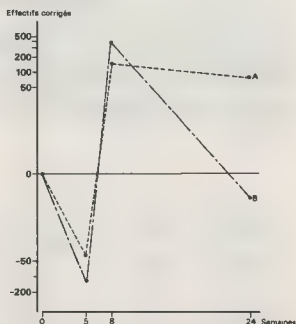


FIG. 3 — Oribates, effectifs moyens corrigés des variations saisonnières.
A : excrément + bousiers ; B : excrément seul
La ligne horizontale (0) représente la valeur moyenne du témoin

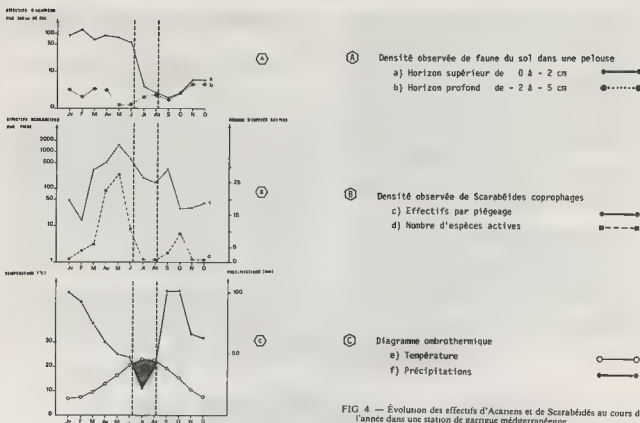


FIG. 4. — Évolution des effectifs d'Acanthides et de Scarabéides au cours de l'année dans une station de garigue méditerranéenne.

TABLEAU I

Principaux facteurs de disparition d'un dépôt de fèces

PÉRIODE DU DÉPÔT	ATTRACTIVITÉ DES FÈCÈS	ACTIVITÉ			REMARQUES
		BOUSIERS	MICRO- ARTHROPODES	CONSUMMATION DES FÈCÈS	
Printemps	Forte	++++	++++	++++	Reproduction des espèces ; Besoins alimentaires intenses Sol humide
Été	Faible	+	+	+	Dessiccation très rapide des excréments ; Estivation des arthropodes ; Peu de besoins alimentaires
Automne	Forte	+++	+++	+++	Pluies automnales Réhydratation des fèces ; Reprise d'activité
Hiver	Moyenne	++	++	++	Ralentissement hivernal ; Peu d'espèces actives

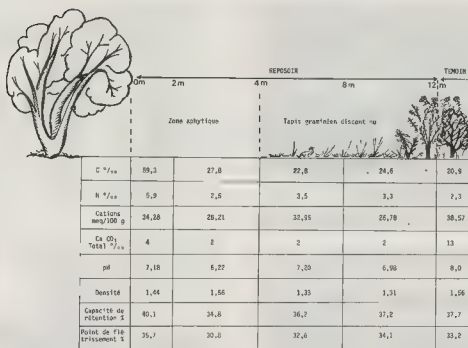


FIG. 5 — Schéma d'un reposoir et caractéristiques physico-chimiques.

II — LES ACCUMULATIONS DE FÈCÈS DANS LES REPOSOIRS

1. LE REPOSOIR

Celui-ci constitue une unité particulière tant par ses caractéristiques phytosociologiques (avec en particulier la présence d'une zone aphytique) que par les caractéristiques physico-chimiques des premiers horizons du sol. La surcharge en matière organique a pour conséquence un taux plus élevé d'azote et de carbone et un pH plus bas que dans le reste de la station (témoin) (analyses effectuées par PARTY, 1982 ; valeurs moyennes notées sur la fig. 5).

2. LA FAUNE DU REPOSOIR ; COMPARAISON AVEC LES ESPÈCES DE LA STATION

a) Les microarthropodes

La faune édaphique présente dans le reposoir est relativement plus proche de celle de la station, pâturée ou non, que celle que l'on trouve sous des dépôts d'excréments âgés de 1 mois, que ceux-ci soient incorporés dans le sol ou abandonnés en surface (Fig. 6).

Les espèces sont dans tous les cas en majorité dans les premiers horizons du sol (Fig. 7), mais on constate des migrations verticales en fonction des conditions hydriques du sol (Fig. 4).

Si le spectre faunistique n'est pas perturbé qualitativement, la surcharge permanente en excréments dans le repo-

sir entraîne par contre une baisse drastique des effectifs dont les effets apparaissent encore plus clairement si l'on considère la biomasse moyenne selon les différentes zones du site (Fig. 8) : la biomasse moyenne de la mésafaune par unité de surface augmente en fonction de la distance au centre du reposoir mais reste toujours nettement inférieure à celle enregistrée dans le témoin. Par contre, l'allure des variations saisonnières dans le reposoir est la même que dans la pelouse (valeur témoin).

Lorsque précédemment on avait étudié les effets d'une surcharge ponctuelle de matière organique constituée par un

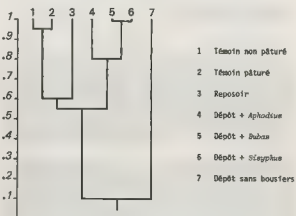


FIG. 6 — Indice de similitude entre la faune édaphique de la station (1 et 2), celle du reposoir (3) et celle présente sous des dépôts de fèces incorporés (4, 5 et 6) ou non (7) dans le sol par des insectes coprophages.

seul excrément, il avait été observé une augmentation locale de la mésofaune édaphique. A partir de cette réaction on aurait pu s'attendre à des effectifs et des biomasses beaucoup plus élevés dans le reposoir que dans le témoin. Or on constate ici l'inverse : le déficit enregistré montre en fait que l'excédent de ressources n'est pas utilisé par les microarthropodes (système dystrophique).

La consommation de la matière fécale pulvérulente sera assurée partiellement par d'autres groupes comme celui des Scarabéides coprophages, dont la biomasse observée aux différents niveaux du reposoir est largement supérieure aux estimations faites dans les zones témoins du pâturage alors que cinq espèces seulement, sur la vingtaine recensées sur la station, le colonisent (Fig. 8).

b) Les scarabéides coprophages du reposoir

Les espèces rencontrées sont *Aphodius elevatus*, *Aph. granarius*, *Aph. scybalarius*, *Onthophagus emarginatus* et *Tropinota squalida*.

Aphodius elevatus est l'espèce dominante du reposoir où elle représente, tous stades confondus, 80 à 90 % des Insectes avec une densité moyenne automnale de 490 imagos/m². *Aph. granarius* montre une densité moindre (10 à 45 imagos/m² selon les saisons). *Tropinota squalida* est une cétone dont les imagos sont floricoles mais dont le développement larvaire s'effectue dans les terreaux pulvérulents ; elle se rencontre du printemps à la fin de l'été à l'état larvaire dans le reposoir, ensuite au stade imago immobile dans sa coque nymphale de l'automne au printemps. La densité des autres espèces est insignifiante par rapport à ces trois premières (Tableau II) (1).

TABLEAU II

Densités automnales des trois principales espèces de Scarabéides dans le reposoir (nombre moyen d'individus par m²)

	zone 0-2 m	zone 2-4 m	zone 4-8 m	zone 8-12 m	témoin
<i>A. elevatus</i>	356	450	673	480	4
<i>A. granarius</i>	20	162	4	—	—
<i>Tropinota squalida</i>	4	54	—	—	—

La biomasse des espèces dominantes représente plus de 99,5 % de la biomasse totale des insectes. Comme pour la mésofaune du sol, 80 à 90 % de cette biomasse moyenne se répartit dans les cinq premiers centimètres (zone où les excréments sont pulvérulents, formant une sorte de mulch naturel), les 10 à 20 % restant étant situés au niveau sous-jacent (mélange intime de matière organique et d'argile) (Fig. 9).

Toutefois par rapport à ces valeurs moyennes des variations significatives peuvent être mises en évidence selon les espèces en fonction des saisons, dues à des migrations verticales des insectes. En effet d'une manière générale la ponte et le développement larvaire ont lieu dans l'horizon supérieur (0-5 cm), puis les larves au 3ème stade s'enfoncent pour

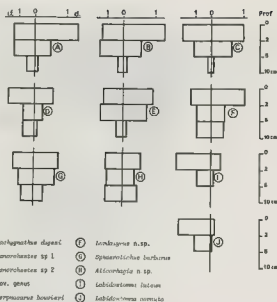


FIG. 7 — Indice de fréquence et densité moyenne annuelle observée dans le témoin (Endeostigmata et Prostigmata Labidostomidae)

$$f = \frac{F_{\text{obs}}}{F_{\text{moy}}} \quad \text{densité} = N / 35 \text{ cm}^3$$

nymphoser dans la couche sous-jacente plus compacte (niveau 5-10 cm), les imagos remontant ensuite vers la surface. Ce phénomène est particulièrement net entre l'été et l'automne (Fig. 9). Ainsi dans le cas d'*Aphodius elevatus* 64 % des individus se trouvent durant l'été dans l'horizon supérieur : ce sont de vieux imagos et des larves de premier et deuxième stades surtout, tandis que nymphes et imagos immatures estivent dans des logettes à l'horizon inférieur. En automne, à la suite de la remontée des imagos éclos durant l'été, 95 % des individus sont concentrés dans les premiers centimètres.

Les migrations verticales des autres espèces ne sont pas synchrones, d'où un partage possible de l'espace entre les espèces et les individus des différents stades, le problème des ressources alimentaires ne se posant pas réellement dans le cas du reposoir du fait de leur abondance.

III — CONCLUSION : SIGNIFICATION BIOLOGIQUE D'UN REPOSIR

Le reposoir constitue nous l'avons vu une zone d'accumulation où les maillons de la chaîne des consommateurs de la matière organique [Bousiers - microarthropodes - microorganismes] n'ont pas la capacité suffisante pour absorber la quantité déposée malgré l'activité complémentaire des lombriciens présents. Si cet excès de matière n'est pas favorable à la mésofaune, les reposoirs jouent par contre un rôle essentiel pour certains Scarabéides, ceux à imagos et/ou larves à régime saprocoprophage.

Pour *Aph. elevatus* en particulier, les générations se succèdent en se chevauchant, une partie des imagos émigrant ensuite dans toute la station pendant les périodes fraîches et humides de l'année à la recherche d'excréments frais ou animaux réhumectés par les pluies qu'ils consomment et où ils pondent également ; leur densité y est cependant infiniment

(1) Toutefois les densités d'*Aphodius scybalarius* sont plus élevées pendant la saison hivernale.

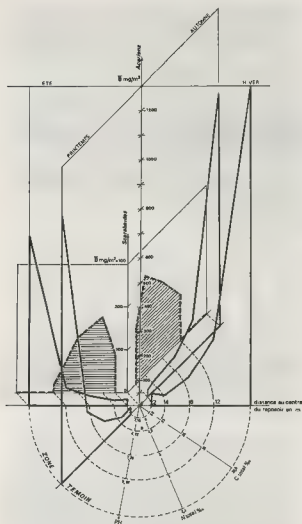


FIG. 8. — Évolution saisonnière de la biomasse moyenne des Acariens (en mg/m^2) et des Scarabéides (en 100 mg/m^2) dans le reposoir (0-12 m) et dans la zone témoin ($\geq 12 \text{ m}$).

plus faible que dans le reposoir qui constitue une véritable nurserie pour ces insectes. Par contre la part représentée par la mésofaune du sol est minime dans ce biotope, peut-être à cause du constant brassage de la matière organique dû aux déplacements verticaux des insectes ou par suite d'une déficience de croissance des filaments mycéliens qui constituent une partie de leur nourriture, ou encore à cause de conditions physico-chimiques particulières. Ce point devra être approfondi ultérieurement.

L'importance et la permanence d'une ressource alimentaire surabondante et sans cesse renouvelée n'implique donc pas automatiquement le développement d'une biocoenose riche et variée. Dans le cas du reposoir il s'agit d'un milieu neuf mais hautement sélectif qui apparaît en tant qu'entité distincte au sein d'une station et dont les conditions physico-chimiques différentes filtrent la faune autochtone environnante. Aucun des Scarabéides coprophages de la station dont le régime nécessite des excréments frais et compacts ne fréquente le reposoir. Par contre quelques espèces préadaptées, appartenant à la guildes des généralistes à régime saprocoprophage (LUMARET, 1983) qui exploitent en garrigue les excréments anciens et qui normalement ont des effectifs res-

treints, trouvent là des conditions exceptionnellement favorables ; elles vont donc proliférer.

Le peuplement de microarthropodes est lui aussi issu du peuplement autochtone. Le reposoir agit là aussi comme un filtre, cependant beaucoup plus quantitatif que qualitatif. Les espèces qui y subsistent ne trouvent pas là un milieu très favorable, ce qui ne permet pas au peuplement d'attendre des niveaux de richesse et d'abondance comparables à ceux enregistrés dans des lieux analogues mais plus anciens ou en cours de résorption s'ils ne sont plus fréquentés par les ovins. L'équilibre des populations ne semble pas encore réalisé, peut-être tout simplement en raison de l'âge relativement faible des reposoirs étudiés (moins de 10 ans). L'impact du reposoir sur la mésofaune est comparable de ce point de vue à celui obtenu par épandage de lisiers (DEBRY & LEBRUN, 1980) qui provoque pendant quelque temps une dépression qualitative et quantitative de la faune, conséquence d'une perturbation de l'équilibre antérieur.

RÉFÉRENCES CITÉES

- BERTRAND (M.), COINEAU (Y.), 1980. — Étude écologique des microarthropodes du sol dans la série du Chêne vert en Corse. *Ecologia Mediterranea*, 5 : 39-49.
- BERTRAND (M.), LUMARET (J.P.), 1984. — Réaction des populations de microarthropodes à l'enfouissement des fèces de mouton par les insectes Scarabaeidae en milieu à fortes contraintes climatiques. *Pedobiologia*, 27 : 51-66.
- BLANDIN (P.), GARAY (I.), MOLFETAS (S.), GEOFFROY (J.J.), 1981. — L'impact de la fréquentation humaine sur la faune du sol dans les forêts périurbaines. Recherche d'indicateurs biologiques. *C.R. Contrat M.E.C.V.* n° 77136, 94 p.
- DAVIDSON (S.J.), 1979. — Mesofaunal responses to cattle dung with particular references to Collembola. *Pedobiologia*, 19 : 402-407.

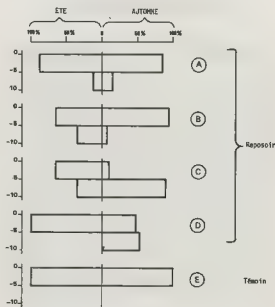


FIG. 9. — Distribution verticale de la biomasse des Scarabéides du reposoir (en mg/m^2).

A : Total des Scarabéides. — B : *Aphodius elevatus*. — C : *Aphodius granarius*. — D : *Tropinota squalida*. — E : témoin.

- DAVIDSON (S.J.), 1981. — Environmental gradients at cattle droppings and corresponding population densities of microarthropods. *Pedobiologia*, 21 : 236-241.
- DEBRY (J.M.), LEBRUN (Ph.), 1980. — Essai de fertilisation forestière par du lisier de Porc II. Aspects biologiques. Quelques données préliminaires. *Pedobiologia*, 20 : 1-23.
- GHILAROV (M.S.), 1978. — Bodenwarbellose als Indikatoren des Bodenhaushaltes und von bodenbildenden Prozessen. *Pedobiologia*, 18 : 300-309.
- LEBRUN (Ph.), 1979. — Soil Mite Community Diversity. *Recent Adv. Acarology*, 1 : 603-613.
- LUMARET (J.P.), 1980. — Analyse des communautés de Scarabées coprophages dans le maquis corse et étude de leur rôle dans l'utilisation des excréments. *Ecologia Mediterranea*, 5 : 50-58.
- LUMARET (J.P.), 1983. — Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française : relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. *Bull. soc. ent. France*, 88(7-8) : 481-495.
- MYRCHA (A.), 1973. — Bioenergetics of the development period of *Capris lunaris* L., *Ekol. Polska*, 21 (2) : 13-35.
- PARTY (J.P.), 1982. — Inter-relations sol-faune en milieux à fortes contraintes. *D.A.A. Agronomie, E.N.S.A. Montpellier*, 76 p.
- RAPP (M.), LOSSAINT (P.), 1981. — Some aspects of mineral cycling in the garrigue of Southern France. in : *Ecosystems of the World. II. Mediterranean - type shrublands*. Elsevier Scientific Publish. company, Amsterdam, N.Y. : 289-301.
- WAUTHY (G.), 1982. — Revue critique des relations entre la faune, la matière organique et les microorganismes dans les horizons organiques forestiers. *Agronomie*, 2 (7) : 667-675.

PARTAGE DES RESSOURCES ET ORGANISATION DES PEUPELEMENTS

par M. BARBAULT

Laboratoire d'Écologie (LA n° 258), École Normale Supérieure,
46, rue d'Ulm — 75230 PARIS Cedex 05

MOTS-CLÉS : Structure des peuplements - Partage des ressources
-guilde

KEY-WORDS : Communities structure - Resource partitioning
-Guild

RÉSUMÉ

Les implications théoriques et certaines difficultés pratiques de l'étude de l'organisation des peuplements sont examinées à la faveur d'une discussion centrée sur la notion de « partage des ressources ».

L'étude de l'organisation des peuplements est devenue un thème majeur de recherche en Écologie. La révision de Schoener de 1974 consacrée au partage des ressources dans les peuplements signalait déjà que le temps de doublement du nombre des articles publiés dans ce domaine était de 2,8 ans, soit 4 fois supérieur au temps de doublement enregistré pour l'ensemble des publications scientifiques. Un simple survol des titres des articles publiés ces dernières années par les revues internationales suffit à nous convaincre que cette tendance ne s'est pas ralentie.

Partage des ressources, organisation des peuplements : pourquoi se pose-t-on ce type de question ? Qu'est-ce que cela suppose au plan des postulats, implicites ou explicites ? Comment peut-on aborder de telles questions avec efficacité ? Quels sont les pièges, théoriques ou pratiques, épistémologiques ou méthodologiques qu'il convient d'éviter ?

Voilà dans quel esprit je vais développer ici quelques réflexions sur le thème « partage des ressources et organisation des peuplements ».

PARTAGE OU UTILISATION DES RESSOURCES ?

Parler de *partage* plutôt que d'*utilisation* c'est admettre d'emblée que les ressources sont limitantes pour le peuplement considéré. C'est s'orienter *a priori* vers l'idée que l'organisation dudit peuplement *dépend* ou est *déterminé* par les modalités d'utilisation et de partage des ressources. Telle est la toile de fond de nombreuses recherches conçues et poursuivies notamment dans le sillage de Hutchinson et MacArthur : la compétition interspécifique est le facteur essentiel de la dynamique de ces peuplements — conception qui n'exclut pas toutefois d'autres hypothèses et qui peut admettre

ABSTRACT

Resource partitioning and communities organization

The theoretical assumptions as well as some practical difficulties of the study of guilds organization are examined. Focusing the discussion on the concept of resource partitioning several shortcomings of guild theory and guild structure analysis are pointed out.

par exemple l'intervention de processus de coopération ou de facilitation, mais subordonnés au jeu de la compétition.

QUELLES RESSOURCES, QUELS PEUPELEMENTS ?

En règle générale, les ressources dont on discute du partage sont d'ordre trophique.

Dans certains cas l'espace disponible peut devenir une ressource en soi, c'est-à-dire indépendamment des ressources alimentaires qu'il permet d'obtenir (dans ce cas le partage de l'espace est un *moyen* de se répartir des ressources trophiques pour lesquelles il y a concurrence, non l'*objectif* premier des espèces en présence). C'est sans doute exceptionnel chez la plupart des organismes mobiles : cela pourrait théoriquement se produire lorsque des sites particuliers (abris, emplacements propices à la nidification) seraient limitants — ce qui s'observe dans certaines populations mais reste improbable à l'échelle de communautés pluri-spécifiques. Chez les organismes fixés la concurrence pour l'espace comme support est une réalité bien étudiée dans le cas des invertébrés marins qui colonisent les rochers dans la zone de balancement des marées. Quant aux plantes on peut supposer avec Tilman (1982) que la compétition pour les espaces ouverts est essentiellement liée soit au partage des ressources en nutriments ou en eau ainsi libérées, soit à une concurrence pour la lumière. Ainsi, l'espace ne serait pas, en soi, une ressource, dans la majorité des cas.

Les écosystèmes ne sont pas réductibles à des systèmes composés, d'un côté de consommateurs et de l'autre de ressources à partager. Chaque espèce peut être la « ressource » d'une autre, ce que traduit classiquement l'idée de réseau trophique. Aussi est-on conduit à distinguer des peuplements

particuliers, sur des critères taxonomiques mais aussi et surtout fonctionnels (types de ressources utilisées). La délimitation de tels ensembles n'est pas gratuite : elle peut orienter ou biaiser totalement l'analyse qui suivra.

Je m'en tiendrai ici à des peuplements réunissant des espèces appartenant à un même niveau trophique — Oiseaux granivores, Fauvettes insectivores etc. Mais il est clair qu'il ne s'agit pas là de prétendre pouvoir comprendre l'organisation de tels peuplements ou guildes hors de l'écosystème au sein duquel ils se sont constitués et où ils fonctionnent et évoluent, et particulièrement hors de toute considération des niveaux trophiques immédiatement adjacents (prédateurs et proies).

LES PEUPELEMENTS, COLLECTIONS D'ESPÈCES OU ENSEMBLES ORGANISÉS ?

Parler d'organisation des peuplements c'est supposer que les populations qui se côtoient dans ces systèmes sont interagissantes, et donc que ceux-ci tendent à être des sortes de *superorganismes*. Dans ce sens on peut parler de l'organisation d'un peuplement.

Même à s'en tenir à des peuplements constitués d'espèces de même niveau trophique il n'est pas dit que tous doivent être organisés. Certains pourraient correspondre en effet à de simples constellations d'espèces, réunies par les hasards de la colonisation et de l'extinction, sans qu'il s'y produise de marquantes interactions entre elles. On peut d'ailleurs supposer que c'est ainsi que se constituent les peuplements (phase A du schéma de la Fig. 1). Après la phase compétitive (stade B du schéma) où de fortes interactions négatives (négatives par rapport à la croissance et la survie des populations en présence) définissent (« acceptant » ou éliminant telle ou telle espèce) et structurent le peuplement on peut imaginer la mise en place d'un système où les interactions, réduites par les processus de ségrégation écologique (spécialisation trophique, séparation d'habitats...) induits par la compétition interspécifique, deviennent négligeables (stade C de la figure 1). Cet état du peuplement, évidemment caricatural, n'est pas assimilable au stade A : les espèces y présentent des niches écologiques d'amplitude plus réduite qu'au stade A, et celles-ci ne se chevauchent pas. En outre, le milieu est saturé par ces espèces dont les populations sont étroitement ajustées. Naturellement, dans la dynamique des peuplements réels on ne peut guère s'attendre à observer de telles configurations : l'équilibre compétition intraspécifique (qui tend à favoriser l'élargissement de la niche) — compétition interspécifique (qui favorise la spécialisation = resserrement de la niche) ne correspond pas à un état de repos ; des interactions de coopération peuvent se développer entre certaines espèces ; enfin, l'environnement du peuplement considéré intervient de façon incessante, par ses changements (climatiques), par les fluctuations qui affectent les ressources du peuplement, par l'action de prédateurs ou de parasites.

Ainsi, les peuplements, appréhendés de cette façon à l'échelle de leur dynamique temporelle, ne sont pas de simples collections d'espèces mais des systèmes de populations interconnectées ou susceptibles de l'être (stade 1).

DE L'ORGANISATION DES GUILDES

Revenons au sujet, qui est le lien entre l'organisation des peuplements et le partage des ressources

Dans le cas de guildes limitées par la disponibilité des ressources on conçoit qu'il y ait un lien entre « organisation »

et « ressources » — c'était à la base même du raisonnement de Mac Arthur et des modèles qu'il a proposés (voir Barbault, 1981).

L'organisation peut être caractérisée par :

- 1 — la richesse et la diversité spécifiques ;
- 2 — l'abondance, la biomasse ou la productivité des n espèces en présence ;
- 3 — les spectres d'utilisation des ressources des dites espèces et leurs chevauchements (relations de niches) ;
- 4 — des critères extérieurs liés au point « 3 », tels que les spectres de tailles des espèces en présence.

On peut brièvement évoquer ces différents points, pour dénoncer leurs biais.

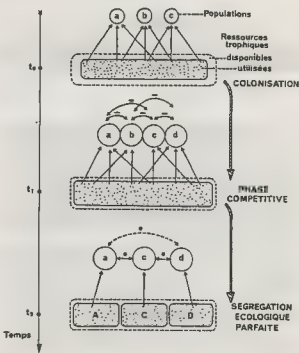


FIG. 1. — Exemple schématique de l'évolution d'un peuplement saisi à trois moments caractéristiques.

- At t_0 , phase de création par colonisation, les ressources trophiques sont surabondantes, les densités des populations a, b, c... constituant le peuplement sont faibles et il n'y a pas d'interaction effective entre celles-ci.

- At t_1 , le peuplement composé de populations denses est saturant et de fortes interactions négatives s'exercent entre les espèces en concurrence pour les mêmes ressources devenues limitantes.

- At t_2 , le peuplement est constitué d'espèces spécialisées devenues non interactives. Ce stade théorique de ségrégation écologique parfaite est probablement amplifié car la compétition intraspécifique intervient sans doute pour tendre à élargir la niche de chaque espèce : il y aurait équilibre entre compétition interspécifique et compétition intraspécifique (d'après Barbault, 1983).

RICHESSSE ET DIVERSITÉ SPÉCIFIQUES

La caractérisation des peuplements se réduit souvent à l'énoncé d'indices « globaux », richesse spécifique S (nombre des espèces constitutives) ou diversité spécifique H' (paramètre dépendant à la fois de S et de la fréquence des diverses espèces dans l'ensemble du peuplement).

De tels indices peuvent être des outils descriptifs intéressants, permettant la comparaison de peuplements, dès lors que les différences observées peuvent être reliées à d'autres variables des systèmes étudiés (spectre et abondance des ressources, pression de prédation, prévisibilité...).

L'objectif à atteindre reste de pouvoir définir une diversité fonctionnelle au-delà de la diversité spécifique, problème maintes fois soulevé mais pas vraiment résolu.

A richesse et diversité spécifiques égales deux peuplements peuvent avoir des significations fonctionnelles différentes, soit parce qu'ils sont constitués d'espèces différentes, soit, lorsque les espèces sont les mêmes, parce que les espèces dominantes dans un cas sont les espèces dominées dans l'autre. L'étude expérimentale réalisée par Morin (1983) sur l'organisation d'une guildes de larves d'Amphibiens peuplant des mares temporaires d'Amérique du Nord est très démonstrative à cet égard. En fonction du régime de prédation subi par la guildes (caractérisé par la densité nulle, moyenne ou élevée de la Salamandre prédatrice *Notophthalmus viridescens*) celle-ci est dominée par des espèces différentes. Dans tous les cas cependant la richesse et la diversité spécifiques ne sont pas affectées. La prédation modifie l'équilibre entre les 6 espèces en présence. L'espèce compétitivement inférieure *Hyla crucifer* est presque virtuellement exclue des communautés sans prédateurs tandis qu'elle est la plus fréquente là où *N. viridescens* abonde. *Hyla gratiosa*, autre espèce compétitivement défavorisée, survit mieux aux densités moyennes de prédateurs que dans les régimes extrêmes de prédateurs. Chacune des 4 espèces compétitivement supérieures — *Scaphiopus holbrookii*, *Rana sphenoccephala*, *Bufo terrestris* et *Hyla chrysocelis* — montre une relation inverse quant à son abondance relative avec la densité de *N. viridescens*. La production totale de biomasse de cette communauté d'Anoures est maximale aux valeurs intermédiaires des densités du prédateur, *Notophthalmus viridescens*.

SPECTRES D'UTILISATION DES RESSOURCES ET RELATIONS DE NICHES

Je ne renviendrai pas ici sur les méthodes qui permettent de mesurer amplitudes et chevauchements de niches (voir Barbault, 1981 ou Barbault et Celecia, 1981), sauf pour rappeler qu'elles s'appuient sur des indices de diversité dans le premier cas et sur des indices de similitude dans le second cas. Ces méthodes sont régulièrement critiquées (Hurlbert, 1978; Petraitis, 1979; Feisinger *et al.*; Smith, 1982), la principale critique étant qu'elles ne prennent pas en compte la distribution et l'abondance réelles des ressources.

Lorsque l'on n'est pas en mesure de quantifier sérieusement l'état des ressources exploitables par la guildes étudiée, ce qui est malheureusement très fréquent (difficultés d'échantillonnage sans biais les peuplements d'invertébrés; définition délicate des catégories de ressources dans le cas des phytophages, etc...), ces méthodes restent toutefois d'un emploi très précieux — ne serait-ce que par les comparaisons comparées qu'elles permettent entre les spectres des ressources utilisées par chaque espèce et entre ceux-ci et la gamme totale exploitée par l'ensemble du peuplement.

Quoi qu'il en soit, la faille fondamentale des analyses des

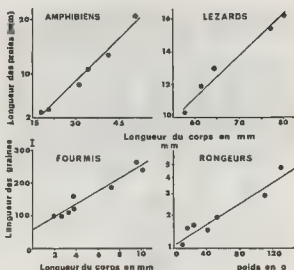


FIG. 2. — Relations entre la taille des proies et la taille des espèces consommatrices dans quelques guildes — d'insectivores en haut, de granivores en bas (d'après Barbault, 1981).

niches et relations de niches réside dans le fait qu'elles ne sont pas aptes à traduire réellement l'intensité des interactions effectives qui se produisent au sein des peuplements et qui en gouvernent en définitive la dynamique et l'organisation.

STRUCTURE PAR TAILLES DES GUILDES

Il existe évidemment d'étroites relations entre l'éventail des ressources et des microhabitats qu'une espèce peut utiliser et ses caractéristiques morphologiques et staturales. Il est fréquent, par exemple, de constater, dans un groupe d'espèces apparentées, que la taille moyenne des proies consommées augmente avec la taille de prédateurs considérés (voir Barbault, 1981). Il était légitime dans ces conditions de rechercher l'existence de patrons d'organisation, associés à un certain partage des ressources, sur la base de critères tels que la taille, la longueur du bec ou de la mandibule, le poids corporel, etc.

Parce que, d'une part, la compétition interspécifique tend à réduire les chevauchements entre les niches écologiques (= les spectres d'utilisation des ressources) des espèces écologiquement apparentées et parce que, d'autre part, le spectre des ressources exploitées par une espèce dépend de sa taille (fig. 2), il s'en suit que les espèces qui coexistent au sein d'une même guildes devraient présenter un arrangement par tailles significatif.

De fait on connaît quelques exemples (Fig. 3) qui font apparaître de tels agencements dans des guildes de granivores (Rongeurs, Oiseaux, Fourmis) ou de frugivores (Oiseaux) notamment (voir Barbault, 1981). La réalité, c'est-à-dire la signification fonctionnelle, des espacements de tailles ainsi observés, a été récemment discutée par certains auteurs. Deux questions se posent en effet lorsque l'on constate un espacement de tailles entre espèces sympatriques exploitant un même type de ressources :

1 — Celui-ci ne résulte-t-il pas d'un simple effet de hasard, compte tenu des tailles des espèces du pool colonisateur ?

2 — S'il est significatif (réponse négative à la première question), résulte-t-il bien du jeu de la compétition interspécifique ?

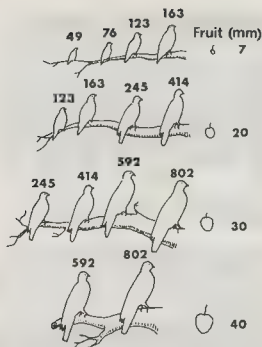


FIG. 3. — «Structure par tailles» d'un peuplement de pigeons frugivores (genres *Trinotus* et *Ducula*) des forêts de Nouvelle-Guinée (d'après Diamond, 1973).

Le poids de chaque espèce (qui figure au-dessus de chaque pigeon, en g) est approximativement égal à 1,5 fois celui de l'espèce suivante de droite à gauche. Chaque catégorie de fruit et de branche est exploitée par 4 espèces se succédant par ordre de poids (l'espèce la plus lourde sur chaque branche est la première sur la branche suivante par ordre de grosseur).

Dans le cas des guildes de Rongeurs granivores des déserts d'Amérique du Nord, Bowers et Brown (1982) ont pu répondre positivement à ces deux questions, en comparant les patrons observés à ceux d'assortiments obtenus par tirage aléatoire.

Plus récemment encore, Case, Faaborg et Sidell (1983) ont produit une démonstration du même type dans le cas de différentes guildes d'Oiseaux (frugivores, nectarivores, insectivores du type gobe-mouche, insectivores du type fauvette) des Antilles. Ils partent du raisonnement suivant : si la compétition interspécifique intervient sur la taille corporelle des espèces qui coexistent dans la même guildes on doit s'attendre à observer dans les îles des rapports de tailles plus importants et des erreurs standard associées à ces rapports plus réduites que dans des communautés constituées par combinaison au hasard. Les résultats sont pleinement conformes à cette attente :

1 — la structure par tailles des guildes d'Oiseaux des 12 îles étudiées ne peut pas être attribuée au hasard et s'accorde avec l'hypothèse compétitive résumée ci-dessus ;

2 — celle-ci résulte pour une part d'un assortiment particulier des espèces hé à leur taille (les grandes espèces coexistent plus fréquemment avec des petites espèces qu'avec d'autres grandes espèces) et pour une autre part d'un ajustement des tailles (dans une espèce donnée la taille observée varie, selon les îles, en fonction de la taille des espèces sympatriques).

La réalité de l'organisation par tailles de certaines guildes paraît donc maintenant indiscutable. Cela dit, admettre le principe d'un espacement optimal des espèces réparties selon un axe de taille ou de poids n'entraîne pas nécessairement l'acceptation des rapports dits «de Hutchinson».

Rappelons brièvement l'origine de cette idée et l'argumentation qui la sous-tend. En 1959 Hutchinson et Mac Arthur publient une analyse théorique de la distribution des tailles d'organismes appartenant à une même guildes où ils concluent qu'un rapport de tailles de 1,3 (entre les espèces classées par ordre de tailles décroissantes) «devrait habituellement prévenir une compétition totale entre les espèces». L'idée se répandit rapidement parmi les écologistes et ce qui était d'abord une simple suggestion fondée sur quelques rares exemples (Hutchinson, 1959) s'est trouvé érigé en «principe» et généralisé : afin d'éviter ou de réduire les interactions compétitives les espèces constituant des guildes doivent présenter un espacement régulier de leurs tailles ou de leur poids avec des rapports moyens, lorsque les espèces sont classées dans l'ordre décroissant, de 1,3 ou de 2,0 respectivement.

Parce qu'on ne peut raisonnablement s'attendre *a priori* que des groupes taxonomiques, ou fonctionnels aussi différents que des Fourmis et des Rongeurs, ou que des granivores et des détritivores, présentent les mêmes relations entre leur taille ou leur morphologie et la gamme de ressources exploitées, une telle généralisation est inacceptable. Il ne faut pas oublier par ailleurs l'arbitraire qui préside à la délimitation taxonomique des guildes ou au choix des critères statutaires.

D'un point de vue fonctionnel, l'ensemble où peut s'exercer la compétition interspécifique ne se réduit pas en effet à une catégorie taxonomique (les fourmis granivores, par exemple) mais inclut la totalité des espèces qui dépendent du type de ressource considéré (la totalité des granivores dans l'exemple évoqué). Or les règles d'espacement ne sont ni appliquées ni applicables à de tels ensembles.

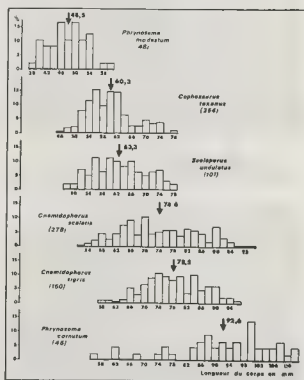


FIG. 4. — Structure par tailles d'une guildes de lézards insectivores à la saison de reproduction et avant l'émergence des nouveaux-nés, montrant l'étalement des tailles qui caractérise chaque population et donc les chevauchements importants qui en résultent en dépit du fait que les différentes espèces peuvent avoir des tailles moyennes très espacées (d'après Barbault et Maury, 1981).

Quant aux mesures de tailles, outre le choix de l'organe et de la dimension mesurée (longueur ou largeur de la mâchoire, longueur totale du corps, etc.), se pose le problème des individus considérés et de l'existence fréquente d'une large variabilité des tailles dans chaque population (tailles différentes selon le sexe et classes d'âge distinctes ; Cf. Fig. 4).

Cela dit, l'étude de l'organisation par tailles des guildes est une approche intéressante des modalités de partage des ressources, mais elle doit être poursuivie sans *a priori* et exploiter la totalité des informations nécessaires, y compris la structure par taille à l'échelle de chaque population.

En outre, la signification fonctionnelle de la taille ou de différences de taille, ne doit pas être recherchée exclusivement dans le cadre de l'hypothèse compétitive. La taille est en effet un trait intégrateur fondamental, une variable-clé du point de vue biologique et évolutionniste (voir Barbaul et Blandin, 1980 et Peters, 1983). Sa valeur adaptative dépend autant de contraintes éco-physiologiques et bio-énergétiques ou des pressions sélectives exercées par les divers types de prédateurs (voir Pourriot, 1982, par exemple) que du spectre des proies disponibles et des interactions compétitives.

Ceci conduit à élargir la discussion en remplaçant le peuplement, dont on a interrogé jusqu'ici la structure en termes de compétition interspécifique et de partage des ressources, dans le cadre plus vaste de l'écosystème où il se situe, où il s'est constitué et où il évolue.

EN GUISE DE CONCLUSION : DU CADRE GÉNÉRAL OÙ POSER LE PROBLÈME

Le schéma proposé par Pianka à propos de la richesse spécifique des peuplements vaut parfaitement pour évoquer l'ensemble des facteurs susceptibles d'intervenir dans l'organisation des peuplements (Fig. 5), puisque la richesse spécifique en est une composante majeure. Il est donc clair que la compétition interspécifique n'est qu'un élément parmi d'autres (voir Barbaul, 1981).

Parmi les voies de recherche à développer l'une devrait être de diversifier explicitement les hypothèses relatives à l'organisation de peuplements en fonction des types d'organismes (c'est-à-dire des types de consommateurs) ou mieux, de grandes catégories de systèmes consommateurs/ressources /environnement.) Une telle typologie reste à établir, même si les bases en ont été jetées, avec un objectif différent par Southwood (1977) ou dans le même esprit par Price (1984).

On pourrait ainsi définir des peuplement plutôt orientés ou déterminés, dans telles ou telles conditions, par la compétition, ou par la prédation, ou encore par la structure physique du milieu et la compétition, etc... Cela serait à tout le moins plus sain que les sautes de mode que d'anciens chercheurs à imposer et qui voudraient réduire la dynamique de la théorie écologique à l'alternance de périodes exclusivistes. On aurait jusqu'ici prétendu tout expliquer par la compétition et voilà maintenant que l'on découvre que la compétition n'explique plus rien — existe-t-elle seulement dans la nature se demande-t-on ! Le bilan récent donné par Schoener (1983) sur les résultats d'expérimentations conduites *in natura* en vue de démontrer le rôle joué par la compétition interspécifique est à cet égard très salubre. Je me bornerai à en rapporter ici le fait brut : des 164 études recensées par Schoener, 90 % mettent en évidence l'intervention de processus de compétition interspécifique, et cela dans des groupes très divers de plantes, d'invertébrés et de vertébrés, aussi bien en milieu marin ou dulçaquicole que dans des écosystèmes terrestres. Même s'il est probable que l'échantillon analysé ne représente que de façon biaisée la diversité des situations natu-

relles, par suite des choix effectués par les expérimentateurs, il reste que la compétition interspécifique intervient de manière fréquente dans la dynamique et l'organisation des peuplements naturels.

En conclusion, une approche saine de l'organisation des peuplements implique une analyse non exclusive de tous les processus qui interviennent dans la dynamique des principales populations en présence, et en particulier des processus d'interaction — qu'il s'agisse de compétition, de prédation ou de coopération. Le problème d'un éventuel nécessaire partage des ressources ne doit en aucun cas faire négliger les autres contraintes que peuvent connaître les populations de la communauté étudiée (imprévisibilité des ressources, pression de prédation, etc.)



FIG. 5. — Principaux facteurs susceptibles d'intervenir dans l'organisation d'un peuplement (adapté de Pianka, 1974).

BIBLIOGRAPHIE

- BARBAULT (R.), 1981. — *Écologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris.
- BARBAULT R., 1983. — *Abrégé d'écologie générale*. Masson, Paris.
- BARBAULT (R.), BLANDIN (P.), 1980. — La notion de stratégie adaptative : sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques, 1-25. In : BARBAULT R., BLANDIN P., MEYER J.A. (eds), *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives*. Maloine, Paris.
- BARBAULT (R.), CELECIA (J.), 1981. — The concept of guild : theoretical and methodological aspects, 19-34. In : BARBAULT R. et HALLIFER G. (eds.), *Ecology of the Chihuahuan Desert. Ecological organization of some vertebrate communities*. Instituto de Ecología, México.
- BARBAULT (R.), MAURY (M.E.), 1981. — Ecological organization of a Chihuahuan Desert lizard community. *Oecologia*, Berl., 51, 335-342.
- BOWERS (M.A.), BROWN (J.H.), 1982. — Body size and coexistence in desert rodents : chance or community structure. *Ecology*, 63, 391-400.

- CASE (T. J.), FAABORG (J.), SIDELLE (R.), 1983. — The role of body size in the assembly of west indian bird communities. *Evolution*, 37, 1062-1074.
- DIAMOND (J.M.), 1973. — Distributional ecology of New Guinea birds. *Science*, 179, 759-769.
- FEISINGER (P.), SPEARS (E. E.), POOLE (R.W.), 1981. — A simple measure of niche breadth. *Ecology*, 62, 27-32.
- HURLBERT (S.H.), 1978. — The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59, 67-77.
- HUTCHINSON (G.E.), 1959. — Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.*, 93, 145-159.
- HUTCHINSON (G.E.), MACARTHUR (R.H.), 1959. — A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *Amer. Nat.*, 93, 133-134.
- MORIN (P. J.), 1983. — Predation, competition and the composition of larval anuran guilds. *Ecol. Monogr.*, 53, 119-136.
- PETRAITIS (P. S.), 1979. — Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology*, 60, 703-710.
- PIANKA (E. R.), 1974. — *Evolutionary Ecology*. Harper and Row.
- POURRIOT (R.), 1982. — Problèmes de stratégies adaptatives, 113-146. In : Pourriot R. (ed.), *Ecologie du plancton des eaux continentales*, Masson, Paris.
- PRICE (P.W.), 1984. — Alternative paradigms in community ecology. In : Price P.W., Slobodnikoff & Gand W.S. (eds.), *A. new ecology : novel approaches to interactive systems*, Wiley, New York (sous presse).
- SCHOENER (T.W.), 1974. — Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27-39.
- SCHOENER (T.W.), 1983. — Field experiments on interspecific competition. *Amer. Nat.*, 122, 240-285.
- SMITH (E.P.), 1982. — Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology*, 63, 1675-1681.
- SOUTHWOOD (T. R.E.), 1977. — Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecology*, 46, 337-365.
- TILMAN (D.), 1982. — *Resource competition and community structure*. Princeton Univ. Press, Princeton, New York.

L'ALLOCATION DU TEMPS ET DES RESSOURCES SENSORI-MOTRICES CHEZ LA SOURIS. UN MODÈLE ÉCOPHYSIOLOGIQUE DU DÉTERMINISME DES COMPORTEMENTS ALIMENTAIRE ET DIPSIQUE

par A. GUILLOT et J.A. MEYER

L.A. 258, E.N.S., PARIS
INSERM U. 123, LÉ VESINET

MOTS-CLÉS : Modèle - Simulation - Écophysiologie - Faim - Soif

TITRE COURANT : Allocation du temps

SUMMARY

A model of eating and drinking behaviors of the mouse enables to stress the uncertainties in the mechanisms allowing to allocate time and sensorimotor resources. The practical and theoretical consequences of such uncertainties are then discussed.

RÉSUMÉ

Un modèle du déterminisme écophysiologique des comportements alimentaire et dipsique de la Souris permet de souligner les incertitudes sur les mécanismes correspondants de l'allocation du temps et des ressources sensori-motrices. Les conséquences pratiques et théoriques de ces incertitudes sont ensuite discutées.

Le temps qu'un animal peut consacrer à une activité donnée n'est pas illimité parce que, d'une part, le comportement de cet animal est généralement soumis à un rythme circadien et que les journées n'ont que 24 heures et parce que, d'autre part, ce comportement est généralement composé de plusieurs activités différenciées qui sont chacune consommatrices de temps.

En d'autres termes, le temps est une ressource particulière qui est allouée aux diverses activités d'un animal.

On peut en dire autant de certains équipements sensori-moteurs propres à l'animal qui, s'ils sont utilisés pour l'accomplissement d'une activité donnée, ne sont pas disponibles pour l'accomplissement simultané d'une autre activité. Certaines activités sont donc exclusives les unes des autres parce qu'elles doivent emprunter ce que Mc FARLAND appelle la voie comportementale finale commune (behavioral final common path) (Mc FARLAND, 1975).

La compréhension des lois régissant le déterminisme des séquences comportementales de l'animal — ce qui fait qu'à un certain moment il passe d'une activité A à une activité B, au lieu de continuer A, de passer à C ou d'effectuer A et B en même temps — a toujours été l'une des préoccupations majeures de l'éthologiste (HINDE, 1970) qui dispose de nombreuses méthodes d'étude de ces séquences (GUILLOT, 1984).

Depuis quelques années, cette question intéresse aussi l'écologiste qui, à partir de la mesure du coût énergétique des diverses activités d'un animal (BARNARD *et al.*, 1983 ; MEYER et GUILLOT, 1984) recherche quelles variations de ses budgets temps et énergie sont liées aux variations envi-

ronnementales. L'écologiste se demande en particulier si de telles variations et les compromis stratégiques qu'elles imposent peuvent retentir sur la valeur sélective des individus (BENNETT et HOUCK, 1983), la dynamique des populations (Mc NAB, 1980) ou l'existence des communautés (FURNESS, 1978). On trouvera ces thèmes abondamment développés dans quatre ouvrages généraux récents (ASPEN et LUSTICK, 1983 ; KREBS et DAVIES, 1984 ; STADDON, 1980 ; TOWNSEND et CALOW, 1981).

Divers modèles théoriques ont été proposés à ce jour visant à rechercher quels mécanismes peuvent rendre compte de l'organisation des séquences comportementales d'un animal en général et du déterminisme des transitions d'activités en particulier (Mc FARLAND, 1974 ; SLATER, 1978 ; LUDLOW, 1976 ; ROPER et CROSSLAND, 1982). Malheureusement, ces modèles — lorsqu'ils donnent lieu à une tentative de validation par confrontation à des séquences comportementales réelles — s'avèrent rendre très mal compte du simple déroulement temporel de chaque activité élémentaire (BRASLAVSKI, 1984).

Les causes principales de tels échecs nous paraissent devoir être liées à la nature de ces modèles qui, appartenant à la catégorie des *modèles de représentation* (GUILLOT, 1984) et reposant sur le concept général et relativement vague de *motivation*, négligent les acquis de la physiologie ou de l'écologie, qu'il s'agisse de données expérimentales ou d'hypothèses plausibles.

C'est pourquoi, nous avons recherché dans ce travail dans quelle mesure de tels acquis peuvent être intégrés dans des

modèles de connaissance (GUILLOT, 1984) et rendre compte de l'organisation de séquences comportementales observées Chez la Souris, en particulier de la répartition dans le temps des prises d'aliments et de boisson.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les séquences comportementales de plusieurs souris mâles C3H (provenance IFFA-CREDO, Les Oncins), âgées de 6 à 8 semaines et isolées dans des cages d'élevage (dimensions $39 \times 25 \times 18$ cm), ont été observées en continu, sur des durées variant entre 4 et 12 heures, en périodes diurne ou nocturne. Chaque cage contenait deux distributeurs d'eau et de nourriture (aliments secs AO3-UAR, Villemoisson/Orge) accessibles *ad libitum*, ainsi que du coton pour servir à l'édification d'un nid. Un dispositif à rayonnement infra-rouge permettait de mesurer les variations de la concentration de gaz carbonique dans une cage donnée et d'évaluer les dépenses énergétiques instantanées de l'animal qui s'y trouvait, selon une technique détaillée dans MEYER et GUILLOT (1984).

Ainsi les données expérimentales utilisées dans ce travail et dans d'autres auxquels il sera fait référence ici consistent-elles, pour chaque souris étudiée, en deux séries de données concomitantes, les unes éthologiques — précisant à la seconde près les instants où chaque souris s'est nourrie et a bu — les autres écologiques — portant sur les variations des dépenses énergétiques de l'animal au cours du temps d'observation.

Les acquis physiologiques pris en compte l'ont été sous la forme de deux modèles traduisant des hypothèses relativement récentes sur le déterminisme des prises de nourriture (BOOTH, 1978) et de boisson (TOATES, 1978) chez le Rat, modèles que nous avons, dans un premier stade, adaptés à la Souris.

Dans un deuxième stade, ces deux modèles ont été connectés, en correspondance avec d'autres hypothèses physiologiques et le fonctionnement de l'ensemble, en particulier les répartitions temporelles des prises de nourriture et de boisson simulées, a été comparé à la réalité observée.

Il est clair que les diverses hypothèses ainsi intégrées peuvent et doivent être discutées, sur la base des données physiologiques disponibles ou sur la base de leurs conséquences logiques.

C'est précisément l'intérêt principal de la modélisation que de permettre de tester la logique générale comme la validité de détail d'une hypothèse donnée puis de suggérer des recherches expérimentales complémentaires en vue de modifier ou d'améliorer cette hypothèse.

Dans ce travail ce sont les conséquences logiques au niveau de l'allocation du temps et des ressources sensori-motrices entre activités alimentaires et dipsiques qui ont servi à tester les hypothèses physiologiques prises en compte dans les modèles que nous avons utilisés.

LE MODÈLE DE BOOTH

L'hypothèse de base sur laquelle ce modèle (Figure 1) repose est que le début et la fin d'une prise alimentaire dépendent de l'importance du flux énergétique (FLO) pénétrant ou quittant la masse maigre.

Ce flux dépend de l'énergie apportée par la nourriture (ABSOR), de l'énergie dépensée en métabolisme (METAB) et de l'énergie retirée ou ajoutée aux tissus gras (LIPO), en vertu d'un principe de conservation impliquant que :

— si $\text{METAB} > \text{ABSOR}$, de l'énergie est prélevée sur les tissus gras et maigres ce qui entraîne que LIPO et FLO sont négatifs ;

— si $\text{ABSOR} > \text{METAB}$, l'énergie en excès est stockée dans les tissus gras et maigres, ce qui entraîne que LIPO et FLO sont positifs.

Dans ces conditions, le flux LIPO est égal à $\text{IN} \times (\text{ABSOR} - \text{METAB})$ en cas de lipogénèse, à $\text{OUT} \times (\text{ABSOR} - \text{METAB})$ en cas de lipolyse. Un flux de lipolyse permanent, proportionnel (K3) au contenu énergétique des tissus gras, est par ailleurs supposé intervenir continuellement.

Dans ce modèle, l'énergie apportée par les aliments pénètre dans l'estomac à une vitesse qui est nulle ou égale à une constante (ERATE), selon la valeur d'un signal (SAT) dépendant à la fois de FLO et d'une inhibition (INH) proportionnelle (K2) à la distension gastro-intestinale (GUTV).

Cette énergie est supposée quitter l'estomac à une vitesse proportionnelle (K1) à la racine carrée du contenu énergétique de l'estomac (GUT).

Enfin, une boucle d'hystérésis relie le signal SAT aux débuts et fins des prises alimentaires : quand ce signal devient inférieur à MIN, l'animal se nourrit ; quand il devient supérieur à MAX, l'animal cesse de se nourrir.

Cette logique a été testée et comparée aux résultats expérimentaux dans un travail publié ailleurs (GUILLOT et MEYER, 1984). Les prises alimentaires simulées surviennent sensiblement aux mêmes moments que les prises observées et les quantités de nourriture consommées sont du même ordre de grandeur dans les simulations et dans la réalité, et ce pour plusieurs animaux.

Ces résultats ne conduisent donc pas à remettre en question la logique générale du modèle de BOOTH, en particulier l'hypothèse que les prises alimentaires dépendent d'un flux interne d'énergie, même si des aménagements plus ou moins importants paraissent pouvoir lui être apportés.

LE MODÈLE DE TOATES

L'hypothèse de base sur laquelle ce modèle (Figure 1) repose est que le début et la fin d'une prise de boisson dépendent des écarts (DIC et DEC) entre les volumes d'eau des compartiments intra (IC) et extra (EC) cellulaires et des volumes de référence (VI et VC) auxquels ils tendent à être maintenus par homéostasie.

De l'eau peut-être échangée (OSMO) entre les 2 compartiments par suite de mouvements osmotiques liés aux concentrations des ions Na et K. Ces dernières étant supposées constantes dans la version du modèle que nous avons utilisée, le flux OSMO ne dépend, en fait, que des inverses des volumes IC et EC.

Les pertes en eau liées aux urines (URINE) sont supposées être proportionnelles (K6) à la somme des écarts DIC et DEC lorsque ces derniers sont positifs. Les pertes insensibles (INS) liées à l'évaporation de l'eau sont supposées être proportionnelles (K7) aux dépenses métaboliques (METAB).

Dans ce modèle, le signal de soif dépend également d'une inhibition (INH) exercée par le volume d'eau gastro-intestinal (GUTV). Si ce signal dépasse le seuil SL, l'animal boit à une vitesse constante (DRATE) ; la boisson cesse lorsque ce signal s'annule.

Cette logique a, elle aussi, été testée et confrontée à l'expérience (MEYER et GUILLOT, 1985). Dans ce cas l'hypothèse de base — reliant les prises de boisson à un contrôle homéostatique des volumes d'eau intra et extra

cellulaires — n'a pas non plus été fondamentalement remise en question.

CONNEXION DES DEUX MODÈLES

Dans le travail présenté ici, les deux modèles précédents

ont été connectés de manière à ce que, d'une part, le signal de soif, inhibant le signal de faim, excite le signal de satiété (effet de déplétion des compartiments liquidiens) et que, d'autre part, le volume des aliments contenus dans le tractus gastro-intestinal augmente le signal de soif de façon à la fois directe (effet de sécheresse de la bouche, effet anticipateur) et indirecte (augmentation du déficit extracellulaire). De plus, il a été tenu compte du fait qu'un flux hydrique (FGE) peut

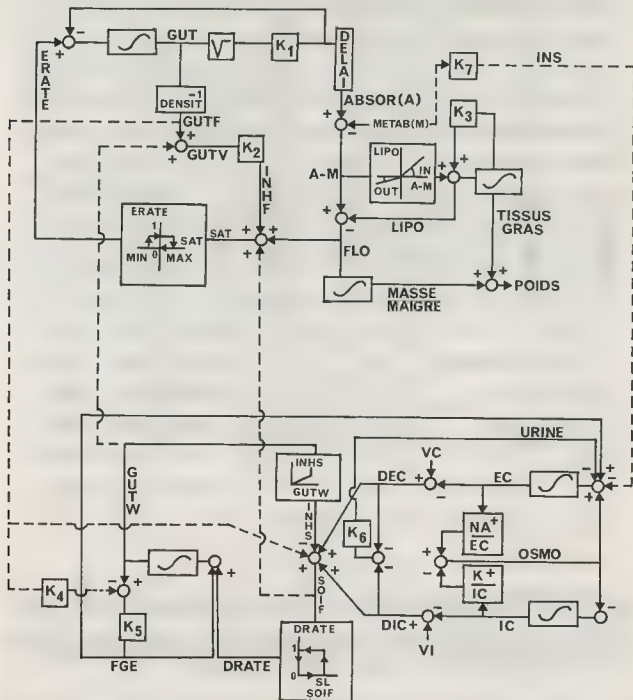


FIG. 1. — Modèles de BOOTH et TOATES. Commentaires dans le texte.

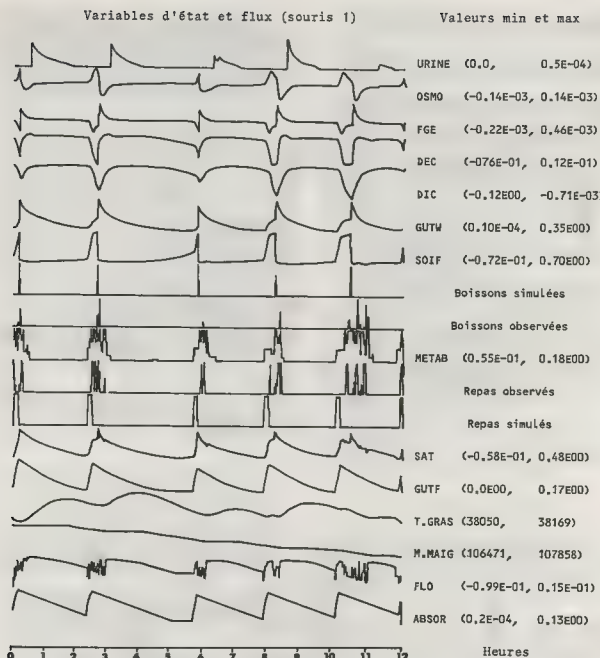


FIG 2 — Simulation des comportements alimentaire et dipsique de la Souris 1 et comparaison aux comportements réels. Les résultats relatifs aux boissons et repas correspondent à un décompte, de minute en minute, du nombre de secondes pendant lesquelles un comportement a été observé ou simulé. Ces décomptes varient donc de 0 à 60.

Les autres résultats présentés sur cette figure correspondent aux variables d'état et aux flux du modèle utilisé. Les unités des valeurs minimales et maximales correspondantes sont exprimées en calories, en grammes, en millilitres et en secondes. Ainsi le flux METAB varie entre 0.055 et 0.18 cal/sec, tandis que la variable d'état M.MAIG varie entre 106.471 et 107.858 cal.

Les résultats observés et simulés correspondent à 12 heures de période diurne consécutives, de 7 h 00 à 19 h 00.

survenir du tractus gastro-intestinal vers le compartiment extracellulaire, ou en sens inverse, selon les volumes respectifs de l'eau et de la nourriture solide ingérés. Ce flux est propor-

tionnel (K4) à la différence entre la quantité d'eau présente dans le tractus gastro-intestinal (GUTW) et une demande en eau proportionnelle (K5) à la quantité de nourriture solide

présente dans ce tractus (GUTF).

De telles connexions, paraissant conformes aux données physiologiques connues (TOATES, 1978 ; TOATES, 1980), sont représentées en pointillés sur la Figure 1. L'ensemble des deux modèles fonctionne selon la manière détaillée sur les

Figures 2 et 3. Ces figures décrivent les résultats expérimentaux et les simulations relatifs à deux souris observées en continu sur 12 heures de période diurne et dont les dépenses métaboliques instantanées (METAB) ont été fournies en fonction de forçage aux modèles.

Par rapport aux prises de nourriture et de boisson réelle-

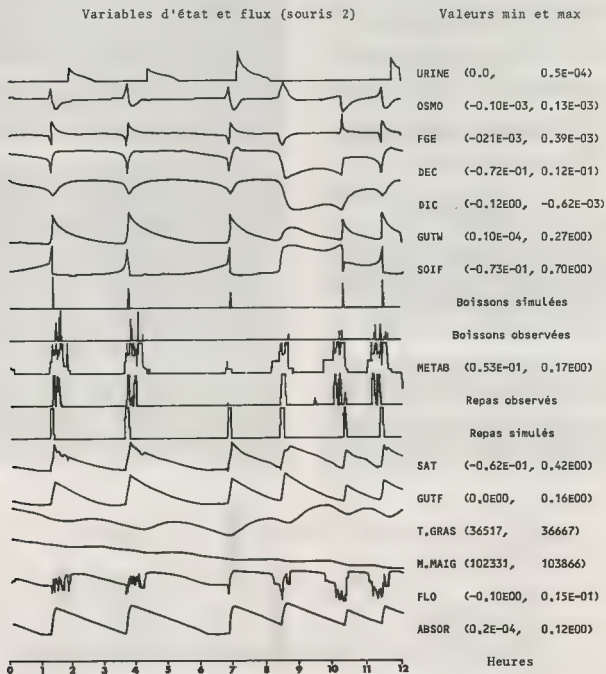


FIG 3. — Simulation des comportements alimentaire et dipsique de la Souris 2 et comparaison aux comportements réels.

ment observées sur les deux souris étudiées ici, il apparaît que les quantités totales ingérées — telles qu'elles sont calculées par le modèle sur 12 heures de simulation — sont voisines des quantités consommées par chaque animal (Tableau I). Il apparaît également que les prises de nourriture et de boisson simulées débütent toujours avant le même instant que les prises réelles mais tendent, en revanche, à durer moins longtemps parce qu'elles ne sont pas interrompues.

TABLEAU I

		Repas (g)	Boisson (ml)
Souris 1	Obs	0.852	1.217
	Sim	0.935	1.142
Souris 2	Obs	0.905	1.183
	Sim	0.788	1.108

DISCUSSION

Ce dernier point est lié au problème de l'allocation du temps entre activités alimentaires et dipsiques : alors que les souris observées présentent des alternances caractéristiques de prises de nourriture et de boisson, les simulations traduisent des consommations, non seulement toujours continues, mais encore parfois simultanées (Figure 4).

En d'autres termes, il n'y a dans les résultats simulés ni allocation du temps, ni allocation des ressources sensori-motrices.

En revanche, les simulations reproduisent l'apparente priorité du comportement alimentaire, dans la mesure où celui-ci survient toujours avant le comportement dipsique lorsqu'une séquence d'alternances caractéristiques débute.

Il apparaît ainsi que, si la logique éco-physiologique générale des modèles de BOOTH et TOATES connectés peut rendre compte de la priorité du comportement alimentaire sur le comportement dipsique — au sens où nous venons de l'entendre ici — ainsi que de l'allure d'ensemble des décours

temporels de ces comportements, cette logique est impropre à décrire la part des mécanismes d'allocation du temps et des ressources sensori-motrices intervenant chez la Souris.

Cette lacune peut être due aux déficiences de chaque modèle en particulier, à celles des hypothèses de connexion prises en compte ou à plusieurs de ces causes en même temps.

Si des améliorations plausibles de chaque modèle ont déjà été suggérées ailleurs (GUILLOT et MEYER, 1984 ; MEYER et GUILLOT, 1985) il n'apparaît guère possible d'infléchir ces propositions en fonction des résultats discutés ici. En effet, si tous les détails de fonctionnement d'un modèle — fut-il modérément complexe — ne peuvent être déduits de sa structure autrement que par simulation, réciproquement il n'est guère possible d'inférer quelle organisation logique peut engendrer un fonctionnement non trivial. C'est dire à quel point l'aptitude d'un modèle à rendre compte des mécanismes d'allocation du temps et des ressources sensori-motrices chez l'animal s'avère un critère de validation fort, auquel toute hypothèse sur le déterminisme éco-physiologique des comportements pourrait être utilement comparée à l'avenir.

Quant aux hypothèses de connexion envisagées ici, il faudrait sans doute de nouvelles données physiologiques pour les améliorer, ce qui pose le problème du choix d'une stratégie expérimentale rentable. On pourrait penser alors à s'inspirer des logiques propres aux modèles de représentation puisque ces logiques sont susceptibles de générer des alternances d'activités élémentaires, à défaut de décours temporels étroitement corrélés aux comportements réels. Dans cette perspective, il conviendrait évidemment de rechercher en priorité si des liaisons physiologiques peuvent impliquer une inhibition de la prise de boisson sur le signal de faim — correspondant par conséquent à une excitation du signal SAT dans le modèle de BOOTH — ainsi qu'une inhibition de la prise alimentaire sur le signal de soif — SOIF, dans le modèle de TOATES. On retrouverait ainsi la logique du modèle proposé par LUDLOW (1976), apparemment le plus général des modèles de représentation évoqués plus haut.

Il est clair enfin que les mécanismes d'allocation du temps et des ressources sensori-motrices chez un animal imposent des contraintes sur l'acquisition de ses ressources énergétiques. Or ces mécanismes et contraintes ne sont jamais pris en compte dans les modèles d'étude des stratégies adaptatives (MEYER, 1980) — à l'inverse, par exemple, de contraintes absorbatives ou digestives (SIBLY, 1981) — et l'on peut, dès lors, s'interroger sur la portée et la validité des études correspondantes.

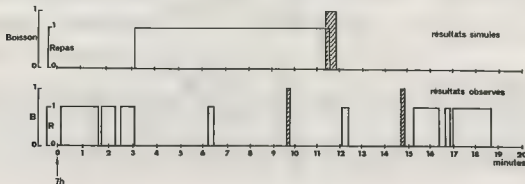


FIG. 4 — Detail du décours temporel des comportements observés et simulés de la Souris 1 (cf. Figure 2), entre 7 h 00 et 7 h 20. Lorsqu'un comportement est observé ou simulé, la variable correspondante prend la valeur 1. Sinon elle est fixée à 0.

RÉFÉRENCES

- ASPEN (W.P.), LUSTICK (S.I.), 1983. — Behavioral energetics. The cost of survival in vertebrates. Ohio State Univ. Press.
- BARNARD (C.J.) *et al.*, 1983. — Time and energy budgets and competition in the common shrew (*Sorex araneus* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13 : 13-18.
- BENNET (A.F.), HOUCK (L.D.), 1983. — The energetic cost of courtship and aggression in a plethodontid salamander. *Ecology*, 64, 979-983.
- BOOTH (D.A.), 1978. — Prediction of feeding behaviour from energy flows in the rat. In BOOTH. Hunger models. Academic Press.
- BRASSLAVSKY (C.), 1984. — Contribution à l'étude des déterminismes des séquences comportementales de la Souris. *Mémoire de DEA. Biomathématiques*. Univ. Paris VII.
- FURNESS (R.W.), 1978. — Energy requirements of seabird communities. A bioenergetic model. *Jour. Anim. Ecol.*, 47, 39-53.
- GUILLLOT (A.), 1984. — Les méthodes d'étude de l'organisation des séquences comportementales. Soumis à publication.
- GUILLLOT (A.), MEYER (J.A.), 1984. — A simulation model of the mouse *M. musculus* meal pattern. In HAMZA, Modelling identification and control. Acta Press.
- HINDE (R.A.), 1970. — Animal behaviour : a synthesis of ethology and comparative psychology. Mc Graw Hill.
- KREBS (J.R.), DAVIES (N.B.), 1984. — Behavioural ecology. An evolutionary approach. Blackwell.
- LUDLOW (A.R.), 1976. — The behaviour of a model animal. *Behaviour* 58, 131-172.
- Mc FARLAND (D.J.), 1974. — Time-sharing as a behavioural phenomenon. *Advances in the study of behaviour*. 5, 201-255.
- Mc FARLAND (D.J.), 1975. — The behavioural final common path. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 270, 265-293.
- Mc NAB (B.K.), 1980. — Food habits, energetics, and the population biology of mammals. *Amer. Natur.*, 116, 106-124.
- MEYER (J.A.), 1980. — Techniques d'étude des stratégies adaptatives : approches mathématiques et informatiques. In BARBAULT, BLANDIN et MEYER. Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. Maloine.
- MEYER (J.A.), GUILLLOT (A.), 1984. — Kalman filtering estimates of the energetic expenditures of the mouse *Mus musculus*. In HAMZA. Modelling, identification and control. Acta Press.
- MEYER (J.A.), GUILLLOT (A.), 1985. — A simulation of the mouse *M. musculus* drinking pattern. Colloque IASTED «Modelling, Identification and Control», Grindelwald.
- ROPER (T.J.), CROSSLAND (G.), 1982. — Mechanisms underlying eating-drinking transitions in rats. *Animal Behav.* 30, 602-614.
- SIBLY (R.M.), 1981. — Strategies of digestion and defecation. In TOWNSEND et CALOW. Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use. Blackwell.
- SLATER (J.B.), 1978. — A simple model for competition between behaviour patterns. *Behaviour*, 67, 236-257.
- STADDON (J.E.), 1980. — Limits to action. The allocation of individual behavior. Academic Press.
- TOATES (F.M.), 1978. — A physiological control theory of the hunger-thirst interaction. In BOOTH. Hunger models. Academic Press.
- TOATES (F.M.), 1980. — Animal behaviour. A systems approach. Wiley.
- TOWNSEND (C.R.), CALOW (P.), 1981. — Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use. Blackwell.

COMMENT LES INSECTES PARASITES SE PARTAGENT LEUR HÔTE : EXEMPLE D'UN HYMÉNOPTÈRE ENDOPARASITE GRÉGAIRE DES CHRYSALIDES DE *PIERIS BRASSICAE* L.

par Michel BOULÉTREAU*

Laboratoire de Biologie des Populations, U.A. CNRS N° 243, Université LYON I,
43 Bd. du 11 novembre 1918 — 69622 VILLEURBANNE France

MOTS-CLÉS : Parasitisme - Hyménoptère - Densité de population - Compétition - Coopération

KEY-WORDS : Parasitism - Hymenoptera - Population density - Competition - cooperation

TITRE COURANT : Partage de l'hôte entre les larves endoparasites

SUMMARY

*How parasitic insects share their hosts : the case of a parasitic wasp whose larvae develop gregariously inside pupae of *Pieris brassicae* L.*

RÉSUMÉ

Le système *P. brassicae* — *Pteromalus puparum* (Hym., Chalc.) permet l'étude de l'exploitation simultanée d'une ressource limitée (la chrysalide-hôte) par un nombre variable d'individus (2 à 360 larves parasites par chrysalide-hôte). L'augmentation de l'effectif dans l'hôte fait passer les larves d'une situation de coopération à une situation de compétition. L'efficacité de consommation de l'hôte augmente et devient totale aux densités élevées (78 % du poids sec initial). La biomasse de parasites formée à partir de chaque hôte augmente elle-même pour atteindre 30 % du poids sec initial de l'hôte. La stabilité de cette valeur aux densités élevées est due à la réduction de la taille individuelle des parasites et à l'accélération du développement. La réduction de taille des adultes s'accompagne d'une réduction de l'abondance des réserves et de la résistance au jeûne, et d'une faible réduction de fécondité. Cet exemple suggère que les parasites «grégaires» sont capables d'exploiter la population hôte soit de manière intensive si les hôtes sont rares, soit de manière extensive s'ils sont abondants.

Pour les insectes entomophages, la population utilisée comme hôte ou comme proie constitue une ressource de dimension finie. Dans le cas des espèces endoparasitoïdes (Hyménoptères et Diptères pour la plupart), le partage de cette ressource présente un certain nombre de particularités liées à la différence radicale du mode de vie des stades préimaginaux et des adultes. Chez ces parasites protéliens (ASKEW, 1971), les adultes sont libres et peu ou pas dépendants de leurs hôtes pour leur alimentation. En revanche chaque hôte constitue pour les femelles un site d'oviposition et le partage des hôtes disponibles se traduit par une concurrence pour la possession de sites de ponte discontinus.

Au contraire, les stades préimaginaux sont parasites et qu'ils soient endo- ou ectoparasites, ils sont prisonniers de leur hôte ce qui les différencie des prédateurs (HASSEL, 1976). Chaque hôte constitue pour ses parasites une ressource nutritionnelle quantitativement limitée et dans le cas des très nombreuses espèces où plusieurs larves exploitent simultanément le même hôte, ces larves, qu'on appelle

The *P. brassicae* - *Pteromalus puparum* (Hym., Chalc.) system gives an example of simultaneous utilization of a limited food source. As their number inside the host increases, larvae slip from cooperation to competition. Host's tissue consumption increases up to total utilization (78 % of initial dry weight of the host). The biomass of parasites built up at the expense of each host increases too, up to 30 % of the initial dry weight of the host. At higher densities this value remains stable due to reduction of individual size and acceleration of development. Smaller wasps have lower fat content, lower resistance to food deprivation, and slightly reduced fecundity. It is suggested that according to host abundance gregarious parasites are able to exploit host population either intensively by concentrating eggs on a few hosts, or extensively by scattering eggs among numerous hosts.

improprement «grégaires» (ASKEW, 1971), sont amenées à se partager cette ressource. Du fait des difficultés méthodologiques inhérentes au mode de vie des parasites, les modalités de ce partage ont été peu étudiées. On peut citer les travaux de JACOBI (1939) et de WYLIE (1965) sur *Nasonia vitripennis* Walk., de KLOMP et TEERINK (1967) sur *Trichogramma embryophagum* Htg., de SHIGA et NAKA-NISHI (1968) sur *Gregopimpla himalayensis* Cameron, de BENSON (1973) sur *Bracon hebetor* Say, de BOULÉTREAU (1977) sur *Pteromalus puparum* L.

Il faut souligner que ces deux niveaux de partage des hôtes ne sont pas indépendants puisque comme nous le verrons, les modalités de partage de chaque hôte par ses parasites dépend de leur effectif, et que cet effectif lui-même est le résultat de la manière dont les femelles ont réparti leurs oeufs entre les hôtes disponibles.

Le système *Pieris brassicae* - *Pteromalus puparum* (Hym. Chalc.) constitue un bon modèle pour l'étude expérimentale du partage de l'hôte entre les larves parasites. Les larves sont endoparasites «grégaires» des nymphes de *Pieris*. Les femelles pondent dans les chrysalides et la totalité du développement préimaginal se déroule à l'intérieur de ces hôtes qui ne s'alimentent pas, qui sont immobiles et dont la croissance est nulle. De plus il est possible de faire varier entre quelques

* Avec la collaboration technique de O. TERRIER

individus et plusieurs centaines l'effectif des larves exploitant le même hôte. Les résultats obtenus sur ce modèle ont été publiés en partie (BOULETTEAU et DAVID, 1967; BOULETTEAU, 1971 a, 1971 b, 1974, 1975, 1976, 1977). Ils seront utilisés ici pour essayer de répondre aux questions suivantes :

— Comment les variations du nombre de larves parasites dans l'hôte modifient-elles l'efficacité d'utilisation de cet hôte ?

— Comment varie la biomasse de parasites produite par chaque hôte et le poids individuel des parasites ?

— Quelles sont les répercussions sur les caractéristiques physiologiques des parasites adultes ?

— Quelles peuvent être les conséquences sur les interactions démographiques entre la population hôte et la population parasite ?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La souche de *P. brassicae* utilisée comme hôte est d'origine anglaise. Les larves sont élevées sur milieu artificiel (DAVID et GARDINER, 1965, 1966). La température (25°C) et la photopériode (L.D. 8 : 16 h) permettent l'induction de la diapause nymphale qui garantit l'homogénéité et la stabilité des individus utilisés pour le développement des parasites.

La souche de *Pteromalus puparum* a été capturée dans le midi de la France. Les adultes sont nourris de miel et élevés à 25°C sous photopériode L.D. 14 : 10 h. Les chrysalides de *P. brassicae* sont exposées aux femelles parasites pendant 24 heures, puis maintenues à 25°C sous photopériode L.D. 14 : 10 h jusqu'à l'émergence des parasites adultes. Les résultats présentés ici correspondent à plusieurs expériences dans lesquelles le protocole d'infestation des hôtes a été le suivant : une variation importante du nombre de larves dans chaque hôte est obtenue en faisant varier le rapport du nombre de femelles au nombre d'hôtes entre une femelle pour deux hôtes et 10 femelles pour un hôte. L'exemple donné dans le tableau 1 montre qu'il est possible d'obtenir des effectifs de parasites à l'émergence compris entre 2 et 366 par chrysalide.

Cette espèce présente un dimorphisme sexuel marqué. La différence de taille entre les larves des deux sexes crée une hétérogénéité gênante pour l'étude et l'exploitation des tissus de l'hôte. L'utilisation de femelles pondeuses vierges, dont la descendance ne comporte que des mâles, fournit une situa-

tion expérimentale plus favorable.

Du fait du mode de vie endoparasitaire, seules sont accessibles à la mesure directe les variables «externes» du système hôte-parasite : état initial (caractéristiques de l'hôte avant parasitisme) et état final (caractéristiques de la dépouille de l'hôte, effectif et caractéristiques des parasites adultes obtenus). Les paramètres pondéraux ont été mesurés en poids frais et en poids sec, ce dernier éventuellement estimé à partir de la teneur en eau mesurée sur un échantillon témoin. Les variables «internes» ne peuvent être mesurées directement. C'est ainsi que le nombre d'oeufs déposé par les femelles dans chaque hôte et la mortalité préimaginale ne sont pas connus. La densité de population a donc été estimée à partir du nombre d'adultes obtenus. Cet effectif a été rapporté au poids initial de l'hôte de manière à tenir compte des faibles variations de taille entre ces derniers. Des méthodes indirectes (BOULETTEAU, 1971 b, 1974, 1977) ont permis de connaître la quantité de nourriture ingérée par les larves et l'évolution de leur poids.

RÉSULTATS

1. COMMENT LES VARIATIONS DU NOMBRE DE LARVES PARASITES DANS L'HÔTE MODIFIENT-ELLES L'EFFICACITÉ D'UTILISATION DE CET HÔTE ?

A partir de la dissection de plus de 150 chrysalides parasitées, il a été possible d'obtenir une bonne représentation de la variation du degré de consommation de l'hôte en fonction de la densité des parasites. Ce degré de consommation est exprimé en pourcentage du poids sec initial de l'hôte (BOULETTEAU, 1977).

La figure 1 (courbe A) montre que le prélèvement effectué par les larves parasites augmente avec la densité et tend vers un maximum voisin de 78 %. La partie de l'hôte qui n'est jamais consommée (22 % de son poids sec initial), correspond au poids des pièces squelettiques. La dissection d'un échantillon témoin de 80 chrysalides non parasitées a permis d'estimer cette fraction à $23,2 \pm 0,2$ % du poids sec initial. Il apparaît ainsi qu'aux faibles densités, l'augmentation de l'effectif des parasites permet une meilleure exploitation de chaque hôte. Aux densités élevées l'exploitation de l'hôte est totale et toute augmentation d'effectif se traduit par une compétition entre les larves, dont les effets seront examinés

TABLEAU 1

Exemple de protocole d'infestation des chrysalides de *P. brassicae* par *P. puparum* et effectifs obtenus

Nombre de femelles pondeuses par tube	Nombre de Chrysalides par tube	Rapport ♀ /hôte	Nombre de chrysalides utilisées	Effectif obtenu		
				min.	max.	m $\pm$ sm
1	2	0,5	50	2	85	40,95 $\pm$ 6,42
1	1	1	30	16	75	59,86 $\pm$ 7,92
5	3	1,67	30	44	177	92,91 $\pm$ 6,96
5	2	2,50	16	83	215	140,00 $\pm$ 9,85
5	1	5	20	128	287	232,53 $\pm$ 10,03
10	1	10	15	172	366	285,31 $\pm$ 5,61

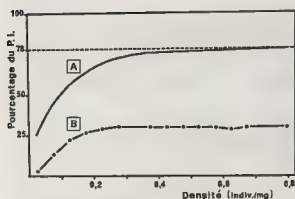


FIG 1 — Influence de la densité de population larvaire sur l'utilisation de l'hôte par les parasites.

A : Pourcentage du poids sec initial de la chrysalide utilisé par les parasites durant leur développement. La courbe représente un ajustement aux valeurs obtenues par dissection de 154 chrysalides parasitées :

(D.C. = $-78 - e^{-9,117d + 4,171}$) où D.C. = degré de consommation de l'hôte en pourcentage du poids sec initial, d = densité des parasites (individus/mg). La limite de 78 % correspond à l'exploitation totale de la fraction utilisable de l'hôte

B : Biomasse totale des parasites à l'émergence, exprimée en pourcentage du poids sec initial de l'hôte (valeurs obtenues sur 135 chrysalides parasitées).

plus loin.

2. BIOMASSE DE PARASITES PRODUITE ET VARIATIONS DU POIDS INDIVIDUEL

La biomasse totale des parasites adultes issus du même hôte est exprimée en pourcentage du poids sec initial de la chrysalide. Sa variation en fonction de la densité est représentée sur la figure 1 (courbe B). Elle augmente avec la densité puis atteint une valeur remarquablement stable : $29,69 \pm 0,38$ % du poids initial de la chrysalide pour les 54 chrysalides parasitées à une densité supérieure à 0,20 individus/mg (soit environ 80 parasites par hôte). Cette très grande stabilité est surprenante compte-tenu des densités élevées qui ont été observées. Elle trouve son explication dans la réduction du poids individuel (Fig. 2), elle-même liée à l'accélération du développement des parasites aux densités élevées (Fig. 3).

La réduction de taille des individus compense exactement l'augmentation de leur effectif, et la réduction de la durée de développement compense l'élévation des pertes respiratoires spécifiques qui ont été mesurées aux densités élevées (BOULETTEAU, 1971 a). Le système se trouve ainsi stabilisé pour une très large gamme de densités.

Finalement les modalités du partage de l'hôte par les larves parasites sont complexes. Si l'on considère l'efficacité globale avec laquelle l'hôte est consommé, il y a d'abord amélioration puis stabilisation lorsque l'exploitation est totale. Un effet favorable du groupement aux faibles densités fait place progressivement à une compétition croissante. La régulation de la taille individuelle et la réduction de la durée de développement, dont les mécanismes physiologiques ont été discutés par ailleurs (BOULETTEAU, 1977), assurent la survie d'un maximum d'individus même aux densités larvaires les plus élevées.

L'examen des variations du poids individuel (Fig. 2) sug-

gère qu'aux très faibles densités existe une situation de mutualisme, marquée par l'augmentation du poids des individus avec la densité. Un effectif trop faible constitue un facteur défavorable au développement des larves endoparasites. L'augmentation d'effectif améliore l'accessibilité des ressources, peut-être par suite d'une lyse plus poussée des tissus de l'hôte résultant d'une digestion partiellement externe (JOURDHEUIL, 1960 ; BILIOTTI, 1963).

Aux densités intermédiaires, l'exploitation de l'hôte est de plus en plus poussée alors que la taille des individus diminue. Ce résultat suggère que les larves éprouvent des difficultés croissantes à s'alimenter et que les ressources deviennent progressivement moins accessibles au fur et à mesure qu'elles s'épuisent. Il se pourrait que la progression quantitative de l'exploitation de l'hôte s'accompagne d'une progression qualitative, hypothèse d'autant plus plausible que le contenu de l'hôte est hétérogène (hémolymphe, corps adipeux, tissus musculaires, etc.).

Enfin les densités où l'exploitation est totale représentent des situations où règne une forte compétition entre les larves. Dans la gamme de densités étudiée, cette compétition n'entraîne pas de réduction d'effectif à l'émergence, contrairement

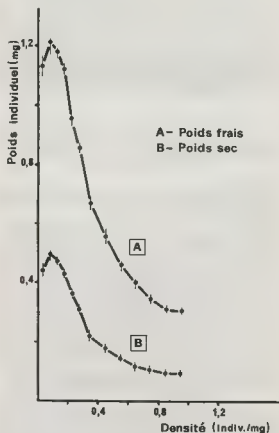


FIG 2 — Variation du poids individuel des parasites mâles à l'émergence en fonction de la densité larvaire. A : poids frais, B : poids sec. Ces courbes ont été établies à partir de 155 chrysalides parasitées, chacune d'elles fournissant une valeur unique correspondant au poids moyen des parasites s'étant développés à ses dépens

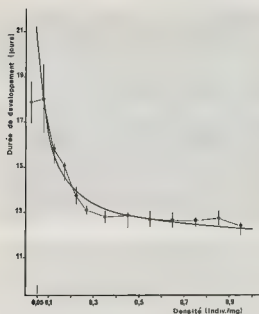


FIG. 3. — Variation de la durée de développement des parasites en fonction de la densité de population. La courbe continue représente les valeurs calculées selon la relation $D = 1/d \times 0,471 + 11,825$ (D : durée de développement en jours, d : densité de population en indiv./mg).

ment à ce qui a été observé chez d'autres espèces comme *Nasonia vitripennis* (WYLIE, 1965) ou *Gregopimpla himalayensis* (SHIGA et NAKANISCHI, 1968).

3. RÉPERCUSSIONS SUR LES CARACTÉRISTIQUES IMAGINALES

a) Abondance des réserves, survie à l' inanition et longévité des mâles.

La figure 4 montre la variation de la teneur en lipides éthersolubles des mâles à l'émergence en fonction de leur poids sec. La méthode d'extraction est imparfaite mais la variation observée est suffisamment nette pour permettre de conclure à une réduction de l'abondance des réserves chez les individus développés en forte densité. Corrélativement la survie à l' inanition est très réduite (figure 5). Ce résultat, classique chez les insectes (COOK, 1944 ; MILLER et THOMAS, 1958 ; DAVID *et al.*, 1975, etc.), mérite d'être souligné compte-tenu de la forte contribution de ce caractère à la valeur adaptative des individus (PARSONS, 1974).

En revanche la longévité des mâles normalement nourris n'est pas affectée (Fig. 6). Cette absence de relation nette entre la taille et la longévité est inhabituelle chez les hyménoptères parasites où une corrélation positive est fréquente (revue dans BOULÉTREAU, 1977).

b) Fécondité des femelles

Cette expérience a utilisé 90 femelles issues de larves développées sous diverses densités. Ces femelles, maintenues vierges, ont été réparties en trois classes de taille et ont été étudiées individuellement tout au long de leur vie. Chaque

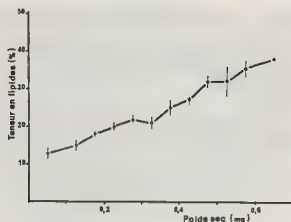


FIG. 4. — Variation de la teneur en lipides éthersolubles des mâles à l'émergence en fonction de leur poids sec individuel.

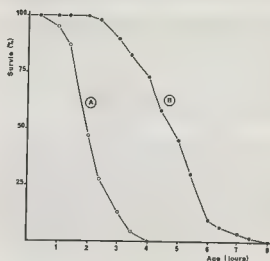


FIG. 5. — Survie des mâles à l' inanition. 10 groupes de 10 mâles de petite taille (groupe A, poids frais entre 0,25 et 0,35 mg) et 10 groupes de 10 mâles de grande taille (groupe B, poids frais entre 0,65 et 0,85 mg) ont été mis au jeûne dès l'émergence, et pourvus d'eau de boisson.

femelle a reçu de la nourriture et a disposé d'un hôte renouvelé tous les deux jours. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 2.

Globalement les différences de fécondité entre les trois groupes de femelles ne sont pas significatives ($0,05 < P < 0,10$). Cependant en moyenne, les femelles de grande taille (groupe C) ont fourni plus de descendants que l'ensemble des autres femelles (groupes A et B ; $P < 0,05$).

TABLEAU 2

Fécondité totale des femelles appartenant à trois classes de taille
 Tout au long de sa vie, chaque femelle a été nourrie et pourvue d'un hôte renouvelé tous les deux jours

Groupe	Effectif	Poids individuel (1/100 mg)		Fécondité individuelle	
		m	s _m	m	s _m
A	28	71,90	4,56	165,44	24,78
B	30	131,29	4,65	164,07	20,21
C	30	197,96	2,18	222,30	22,87

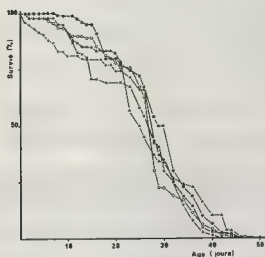


FIG. 6. — Longévité des mâles de différentes tailles normalement nourris et abrévée. Pour chaque classe de taille, 8 groupes de 10 individus ont été suivis. Les limites des poids frais individuels dans chaque classe de taille sont les suivantes (en mg) : (+) 0,2-0,4 mg, (C) 0,4-0,6 mg, (▲) 0,6-0,8 mg, (X) 0,8-1,0 mg, (●) 1,0-1,2 mg.

La relation entre taille imaginaire et fécondité est variable chez les insectes mais une corrélation positive est très générale chez les hyménoptères parasites (VINSON et IWANTSCH, 1980). Chez *P. puparum*, la réduction de fécondité chez les femelles de petite taille est beaucoup moins forte que chez *Nasonia vitripennis*, espèce voisine où WYLIE (1966) signale une réduction de fécondité de 90 %, et où les femelles les plus petites sont stériles (JACOBI, 1939 ; WYLIE, 1966).

CONCLUSIONS

Dans le monde des insectes, les parasites «grégaires» peuvent être définis comme des espèces de petite taille par rapport à leur hôte, et qui d'une manière habituelle se développent en nombre élevé aux dépens d'une même individu (BOULETTEAU, 1977). A la lumière des résultats obtenus chez *P. puparum* et en prenant cette espèce comme l'exemple-type d'un parasite «grégaire», il apparaît que deux caractéristiques importantes sont liées à ce mode de vie.

1 — Le développement ne s'effectue dans de bonnes

conditions que si les larves sont suffisamment nombreuses dans l'hôte : il y a mutualisme entre les larves. Des effectifs trop faibles constituent des situations défavorables (phénomène de «sous-population») qui conduisent chez *P. puparum* à une réduction de la taille et à un allongement du développement, et chez d'autres espèces à une mortalité élevée (SALT, 1938 ; JACOBI, 1939).

2 — L'effectif maximal des parasites est conditionné par la taille de l'hôte (SALT, 1961 ; BOULETTEAU, 1975) mais pour un hôte donné des variations importantes de l'effectif des parasites sont bien tolérées. L'étude du cas de *P. puparum* permet d'analyser les conditions du succès du développement aux densités élevées : exploitation totale de la partie utilisable de l'hôte ; stabilisation de la biomasse produite par réduction des pertes respiratoires (accélération du développement) et limitation des transferts énergétiques aux parasites (réduction des réserves) ; importance de la variabilité de taille compatible avec une physiologie proche de la normale.

P. puparum fournit ainsi l'exemple d'un compromis remarquable entre les deux contraintes imposées par le mode de vie en densité variable : obtenir le plus grand nombre possible d'individus à partir d'un seul hôte et limiter les dégâts physiologiques causés par la surpopulation.

Les résultats présentés ici correspondent à des situations expérimentales volontairement simplifiées. En particulier, l'utilisation de femelles pondeuses vierges produisant une descendance uniquement mâle peut paraître quelque peu abusive. Cependant il ne s'agit pas d'un artifice de laboratoire : il n'est pas rare (observations personnelles) de récolter dans la nature des chrysalides de *P. brassicae* ou de *Vanessa* peuplées d'une population exclusivement mâle de *P. puparum*. En outre la différence de taille entre les individus des deux sexes et la grande variabilité de la proportion des sexes chez cette espèce (BOULETTEAU, 1976) font des populations larvaires mixtes des systèmes très complexes dont le fonctionnement se prête mal à une analyse quantitative complète. Un travail antérieur (BOULETTEAU et DAVID, 1967) avait d'ailleurs montré que les effets de la densité larvaire sont les mêmes sur les individus des deux sexes.

Ces remarques paraissent autoriser une discussion sur la signification possible de ces effets de densité sur les interactions démographiques entre la population hôte et la population parasite. Il semble que schématiquement deux stratégies d'exploitation de la population hôte soient possibles à ces parasites : une exploitation extensive et une exploitation intensive.

L'exploitation extensive correspond à la dispersion des oeufs du parasite dans un grand nombre d'hôtes. Chaque hôte est faiblement parasité, il est mal exploité mais fournit des individus de grande taille et vigoureux. Les caractéristiques de la population parasite sont maintenues à leur plus haut niveau, au prix de l'utilisation de nombreux hôtes.

L'exploitation intensive se traduit au contraire par le groupement des pontes dans un petit nombre d'hôtes. Chacun des hôtes attaqués est exploité totalement et la bonne adaptation des larves aux densités élevées permet, au prix d'une réduction de taille et de vigueur individuelle, de maintenir l'effectif de la population et donc de sauvegarder sa capacité de dispersion et sa diversité génétique. Contrairement au précédent, ce type d'exploitation rentabilise au maximum chacun des hôtes utilisés et permet donc une certaine économie.

Comme pour tous les parasites et prédateurs, la recherche d'une stratégie optimale (KREBS, 1978) correspond pour *P. puparum* à la recherche d'un compromis entre des contraintes contradictoires : le coût de la recherche des hôtes par les femelles ; le coût de la consommation incomplète des hôtes aux faibles densités ; le coût de la réduction de vigueur des individus développés en forte densité. Il paraît vraisemblable que chez *P. puparum* ce compromis ne conduit pas à une valeur constante de l'effectif des œufs déposés dans chaque hôte, mais plutôt à une valeur variable en fonction de l'abondance relative et de l'accessibilité des hôtes.

Cette possibilité pour les parasites «grégaires» de passer d'une exploitation extensive à une exploitation intensive des hôtes lorsqu'ils deviennent rares constitue une différence importante avec les parasites solitaires, qui sont condamnés à ne produire qu'un seul descendant viable par hôte attaqué. Au plan démographique, il en résulte probablement une assez faible dépendance vis-à-vis de l'abondance des hôtes.

Remerciements

Je remercie Jean DAVID pour son aide et ses conseils tout au long de ce travail, et Pierre FOUILLET pour sa participation aux analyses statistiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ASKEW (R.R.), 1971. — *Parasitic insects*. Heinemann, London, 316 p.
- BENSON (J.F.), 1973. — Intraspecific competition in the population dynamics of *Bracon hebetor* Say (Hymenoptera, Braconidae). *J. Anim. Ecol.*, **42**, 105-124.
- BILIOTTI (E.), 1963. — Caractères particuliers de la nutrition chez les insectes entomophages. *Ann. Nutrit. Alim.* **17**, 319-327.
- BOULÉTREAU (M.), 1971 a. — Métabolisme respiratoire de *Pteromalus puparum* L. (Hym. Chalc.) au cours du développement et influence de la densité de population larvaire. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **3**, 195-207.
- BOULÉTREAU (M.), 1971 b. — Croissance larvaire et utilisation de l'hôte chez *Pteromalus puparum* L. (Hym. Chalc.) : influence de la densité de population. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **3**, 305-318.
- BOULÉTREAU (M.), 1974. — Influence de la densité de population larvaire sur quelques caractères biométriques des adultes. Étude chez un hyménoptère parasite : *Pteromalus puparum*. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **6**, 209-204.
- BOULÉTREAU (M.), 1975. — Aspects nutritionnels de la spécificité parasitaire chez *Pteromalus puparum* (Hym. Chalcididae). *Entomophaga*, **28**, 193-199.
- BOULÉTREAU (M.), 1976. — Influence de la photopériode subie par les adultes sur la sex-ratio de la descendance chez *Pteromalus puparum* L. *Ent. Exp. et Appl.*, **19**, 197-204.
- BOULÉTREAU (M.), 1977. — Nutrition larvaire et exploitation de l'hôte chez un Hyménoptère endoparasite grégaire, *Pteromalus puparum* L. Influence de la densité de population préimaginale et conséquences sur les adultes. *Thèse Sc. Nat.*, Lyon, 233 p.
- BOULÉTREAU (M.), DAVID (J.), 1967. — Influence de la densité de population larvaire sur la taille des adultes, la durée de développement et la fréquence de la diapause chez *Pteromalus puparum* L. (Hym. Chalcidien). *Entomophaga*, **12**, 187-197.
- COOK (W.C.), 1944. — Studies on the vitality of the beet leafhopper during fall and winter in California as related to the fat content of the insects. *Ecology*, **25**, 327-340.
- DAVID (J.), COHET (Y.), FOUILLET (P.), 1975. — La résistance à l'union des insectes : importance de la quantité de réserves lipidiques chez les adultes de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sc.*, **280**, 2571-2574.
- DAVID (W.A.L.), GARDINER (B.O.C.), 1965. — Rearing *Pieris brassicae* L. larvae on a semi-synthetic diet. *Nature G.B.*, **207**, 882-883.
- DAVID (W.A.L.), GARDINER (B.O.C.), 1966. — Rearing *Pieris brassicae* L. on semi-synthetic diet with and without cabbage. *Bull. Entom. Res.*, **56**, 581-593.
- HASSEL (M.P.), 1976. — *The dynamics of Competition and Predation*. Arnold, London, 66 p.
- JACOBI (E.F.), 1939. — Über Lebensweise, Auffinden des Wirtes und Regulierung der Individualzahl von *Mormoniella vitripennis*. *Arch. Neerl. Zool.*, **3**, 197-282.
- JOURDHEUIL (P.), 1960. — Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une bioécène parasitaire. Étude relative de quelques hyménoptères parasites de Coléoptères inféodés aux Crucifères. *Ann. Epiphyt.*, **11**, 445-658.
- KLOMP (H.), TEERINK (B.J.), 1967. — The significance of oviposition rates in the egg parasite, *Trichogramma embryophagum* Htg. *Arch. Neerl. Zool.*, **17**, 350-375.
- KREBS (J.R.), 1978. — Optimal foraging : decision rules for predators. in : J.R. KREBS and N.B. DAVIES : *Behavioural ecology, an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford, 494 p.
- MILLER (R.S.), THOMAS (J.L.), 1958. — The effects of larval crowding and body size on the longevity of adult *Drosophila melanogaster*. *Ecology*, **39**, 118-125.
- PARSONS (P.A.), 1974. — Genetics of resistance to environmental stresses in *Drosophila* populations. *Ann. Rev. Genetics*, **7**, 239-265.
- SALT (G.), 1938. — Experimental studies in insect parasitism. IV. Host suitability. *Bull. Ent. Res.*, **29**, 223-246.
- SALT (G.), 1961. — Competition among insect parasitoids. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **15**, 96-119.
- SHIGA (M.), NAKANISHI (A.), 1968. — Intraspecific competition in a field population of *Gregopimpla himalayensis* (Hymenoptera : Ichneumonidae), parasitic on *Malacosoma testaceae* (Lepidoptera : Lasiocampidae). *Res. Pop. Ecol.*, **10**, 69-86.
- VINSON (S.B.), IWANTSCH (G.F.), 1980. — Host suitability for insect parasitoids. *Ann. Rev. Entomol.*, **25**, 397-419.
- WYLIE (H.G.), 1965. — Effects of superparasitism on *Nasonia vitripennis* (WALK.) (Hymenoptera : Pteromalidae). *Can. Ent.*, **97**, 326-331.
- WYLIE (H.G.), 1966. — Some effects of female parasite size on reproduction of *Nasonia vitripennis* (WALK.) (Hymenoptera : Pteromalidae). *Can. Ent.*, **98**, 196-198.

INTERACTIONS MICROBIENNES (BACTÉRIES, PROTOZOAIRES), ALIMENTATION DES VERS DE TERRE ET MINÉRALISATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

par J. ROUELLE, M. PUSSARD, J.L. RANDRIAMAMONJIZAKA

I.N.R.A., Faune du sol, B.V. 1540 — 21034 DIJON Cedex

M. LOQUET et M. VINCESLAS

Faculté des Sciences, Biologie végétale - Écologie, BP. 67 — 76130 MONT-SAINT-AIGNAN

MOTS-CLÉS : *Eisenia fetida andrei* - Protozoaires - Chaîne alimentaire - Microflore

KEY-WORDS : *Eisenia f. andrei* - Protozoans - Trophic chain - Microflora

RÉSUMÉ

La croissance d'*Eisenia fetida andrei* Bouché, 1972 n'est pas possible dans un compost traditionnel de 8 mois réalisé à partir d'ordures ménagères. *E. fetida andrei* possède une cellulase liée à son tube digestif mais sans effet sur la fraction non humifiée du compost. Un enrichissement du milieu en phosphore assimilable relance la croissance des vers en leur fournissant une ressource alimentaire sous forme de protozoaires rendus actifs par la stimulation de la microflore. Nous mettons en évidence une chaîne alimentaire, faisant intervenir les protozoaires bactériophages pour permettre aux vers d'accéder à la biomasse bactérienne. En dépit de la prédation exercée par les vers sur les protozoaires, le nombre de ces derniers augmente, sans doute du fait de la stimulation, par l'activité des vers, des bactéries situées à la base de la chaîne trophique.

SUMMARY

Microbial interaction, feeding of earthworms and mineralization of organic materials

The growth of *Eisenia fetida andrei* Bouché, 1972 is not possible on a 8 months old compost of municipal refuse. A cellulolytic activity is bounded with the worm gut without effect on the unhumified part of the compost. An enrichment with an assimilable form of phosphorus increases protozoa number and so allows the worm growth : active protozoans are an alimentary requirement of earthworms. Protozoa number is very high with phosphorus and active earthworms because earthworm activity stimulates bacteria, first step of a trophic structure.

INTRODUCTION

L'activité des vers de terre dans les sols ou les composts où ils vivent se manifesterait principalement par les développements microbiens qui y sont liés (SATCHELL, 1983). C'est également le cas pour un autre groupe animal : les protozoaires bactériophages ou mycophages.

Or, si les vers ne semblent pas généralement pouvoir utiliser pour leur alimentation bactéries ou champignons (COOKE et LUXTON, 1980), ils utilisent les protozoaires prédateurs de bactéries et de champignons : ciliés (PIEARCE et PHILLIPS, 1980), ciliés et flagellés (MILES, 1963), amibes (ROUELLE et PUSSARD, 1982 ; ROUELLE, 1983).

KASI VISWANATH et PILLAI (1977) montrent qu'un engrais apportant à un sol du phosphore assimilable conduit à une forte augmentation du nombre de protozoaires. Les fèces de vers contiennent une forte proportion du phosphore assimilable (LUNT et JACOBSON, 1944 ; SHARPLEY et SYERS, 1976 ; etc.). L'activité des vers est donc susceptible de stimuler les peuplements de protozoaires. Nous avons tenté de mettre en évidence l'existence d'une chaîne trophique où interviendraient bactéries, protozoaires et vers de terre.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. MATÉRIEL

De très nombreux travaux ont porté sur *Eisenia fetida andrei* Bouché, 1972 (*E.f.a.*), espèce anthropophile abondante dans les tas de fumier et autres accumulations de déchets organiques. Facile à élever, ce ver de terre est actuellement l'objet de spéculations pour la production de biomasse animale et de composts. L'élevage d'*E.f.a.* peut être réalisé sur ordures ménagères ; son activité rend en particulier plus aisée la séparation des débris morganiques du compost proprement dit (FAYOLLE, 1982).

Nous avons tenté l'élevage d'*E.f.a.* dans un compost âgé de 8 mois, obtenu de façon très traditionnelle par une usine de traitement des ordures ménagères, et ayant pourtant un C/N voisin de 30. Dans un tel compost, les vers n'ont plus de débris organiques frais à leur disposition. Ils ne peuvent s'alimenter qu'à partir d'activités microbiennes très lentes ou bien grâce à leurs activités digestives aux dépens de la matière organique résiduelle.

2. MÉTHODE

Les élevages sont maintenus 4 à 7 semaines (15°C, 100 % d'humidité). Des vers immatures d'environ 200 mg sont utilisés à raison de 40 par boîte contenant 200 g de compost amené à approximativement 100 % d'humidité. L'humidité est exprimée en pourcentage du poids de matières sèches.

Les courbes de croissance sont obtenues par pesée hebdomadaire pour chaque boîte d'un échantillon de 10 vers remis dans la boîte après pesée.

L'activité cellulolytique localisée dans le tube digestif d'*E.f.a.* est évaluée sur papier filtre et carboxy méthyl cellulose (C.M.C.). La paroi du tube digestif ou l'ensemble du tube digestif et de son contenu sont triturés au broyeur Potter-Thomas. Par tamisage du compost sous l'eau, on isole la fraction de dimension supérieure à 0,5 mm qui contient des bourres non humifiées de différentes fibres. Nous recherchons si ces bourres sont attaquables par la cellulase du tube digestif des vers.

La méthode d'étude retenue pour l'estimation de l'activité cellulase est celle de PETERSON et PORATH (1966). Elle est fondée sur le dosage colorimétrique des sucres réducteurs (S.R.) produits au cours de l'incubation d'un substrat cellulosique en présence d'enzymes.

Le phosphore assimilable nécessaire à la stimulation des protozoaires est apporté sous forme d'engrais phosphaté monocalcique contenant 46 % de P_2O_5 à la dose de 10 g par kg de compost sec. Une reprise éventuelle de l'évolution du compost est appréciée par dosage chaque semaine de l'azote assimilable $N-NH_4$ et $N-NO_2 + N-NO_3$ dans chaque traitement par la méthode de DROUINEAU et GOUNY (1947).

Le dénombrement des protozoaires, pour chacun des traitements, a été réalisé suivant une variante (DARBYSHIRE *et al.*, 1974) de la méthode de SINGH (1946) au cours d'une

expérience réalisée exactement dans les mêmes conditions. Chaque dénombrement a été effectué sur 3 échantillons indépendants : la moyenne des résultats est utilisée ici (tab. III et fig. 4). La fraction active des peuplements n'a pas été déterminée : outre que la méthode classique (CUTLER, 1920) n'est pas valable (PUSSARD et DELAY, 1983), l'évolution du nombre total des protozoaires renseigne bien sur les phases d'activité de ces peuplements.

RÉSULTATS

1. ACTIVITÉ CELLULOLYTIQUE DES VERS

Les résultats de l'étude de l'activité cellulase libre des vers élevés sur différents substrats figurent dans le tableau I (fumier et ordures ménagères fraîches) et dans le tableau II (résidus de compost ayant subi 8 mois de maturation).

Les résultats sont exprimés soit en μg de S.R./mg de tube digestif (ceci comprend l'ensemble paroi-contenu), soit en quantité de sucres réducteurs produits par l'ensemble du tube digestif, d'autre part par les valeurs de l'activité cellulase exprimée en fonction de l'unité de poids.

a — On constate une relative homogénéité des différents lots de vers qui se révèle d'une part par le poids des tubes digestifs, d'autre part par les valeurs de l'activité cellulase exprimée en fonction de l'unité de poids.

b — L'étude de l'activité cellulase menée parallèlement sur papier filtre et sur C.M.C. permet de constater la présence, dans le tractus digestif, d'un équipement complet appelé complexe cellulase dans la terminologie de TARUM GHOSE (1981). En effet, des sucres réducteurs sont produits, bien qu'en plus faible quantité, à partir du papier filtre aussi bien qu'à partir de C.M.C.

TABLEAU I
Activité cellulase de vers holozoïes

Poids T.D.	Eisenia fetida sur fumier				Eisenia fetida sur ordures ménagères fraîches				
	Activité C.M.C.		Activité PF		Poids T D	Activité C.M.C.		Activité PF	
	en mg	$\mu\text{g S.R./mg I.D.}$	$\mu\text{g S.R./Ver}$	$\mu\text{g S.R./mg T.D.}$		mg S.R./Ver	en mg	$\mu\text{g S.R./mg T.D.}$	mg S.R./Ver
16	88	10,2			92	77	7,1	56	5,1
29	114	14,7	50	6,4	141	69	9,7	21	2,9
93	80	7,4	38	3,5	149	75	11,2	24	3,6
47	53	7,8	25	3,7	123	80	9,8	48	5,9
77	75	13,3	34	6	116	80	9,3	16	1,8
70	84	5,9	29	2	123	56	6,9	20	3,2
	m 82 $\pm$ 20	m 9 $\pm$ 3,5	m $\pm$ 11	m 4,3 $\pm$ 2,4		m 73 $\pm$ 9	m 9 $\pm$ 1,7	m 31 $\pm$ 17	m 3,6 $\pm$ 1,5

Les résultats sont exprimés en μg et mg de sucres réducteurs (S.R.) pour 3 heures d'incubation à 37°C.

T.D. = tube digestif C.M.C. = méthyl cellulose PF = papier filtre

Le tube digestif d'*E. fetida* présente une activité cellulase importante, semblable sur fumier et ordures ménagères.

c — L'activité cellulosique se révèle en moyenne légèrement plus élevée dans les tubes digestifs des vers élevés sur fumier. Mais cette différence ne se révèle pas significative pour le nombre d'échantillons traités.

L'élevage sur ordures ménagères fraîches n'affecte pas l'activité cellulosique des vers dont le pouvoir de dégradation des substrats cellulosiques présents dans les déchets n'est pas diminué.

2. DÉGRADABILITÉ DES RÉSIDUS DE COMPOST DE 8 MOIS PAR LES GLUCANASES DU TUBE DIGESTIF D'*E.F.A.* (tableau II).

Le symbole R_0 désigne des résidus de bourres obtenus dans les composts traditionnels ayant subi une maturation de 8 mois.

Les essais enzymatiques ont été effectués sur les résidus R_0 tamisés sur mailles de 0,1 à 0,005 mm et lavés afin d'éliminer les particules de verre et autres débris. Les tubes digestifs utilisés dans cette expérience ont été prélevés sur des vers holoxènes élevés sur fumier. Deux températures et deux durées d'incubation ont été retenues : 15°C et 37°C, 3 et 72 heures. L'expérience a été reconduite deux fois.

TABLEAU II

Dégradabilité des résidus de compost d'ordures ménagères

	Sucres réducteurs ($\mu\text{g}/\text{mg}$) présents à l'origine dans les résidus	Activité enzymatique en μg de sucres réducteurs produits en plus de la quantité existant à l'origine	
		15°C	37°C
R_0 témoin	30	12	0
R_0 témoin broyé	34	0	7

Sucres réducteurs présents dans le tube digestif à l'origine : 58 $\mu\text{g}/\text{mg}$ TD

Poids du tube digestif moyen : 68 mg

Quantité maximale de sucres réducteurs en mg/individu produit en 3 heures à 15°C à partir de résidus : 1 mg. Les résidus, broyés ou non, sont très faiblement attaqués par la cellulase du tube digestif d'*E. fetida*

Le dosage effectué dans les résidus R_0 montre que les sucres réducteurs s'y trouvent en faible quantité avant attaque enzymatique liée au ver de terre (microflore...).

Cette attaque, lorsqu'elle a eu lieu, n'a donné que de faibles quantités de sucres réducteurs que l'on ne peut rapporter uniquement à l'activité cellulosique. En effet, l'examen microscopique des résidus tamisés nous a permis d'observer outre la présence de fibres, quelques grains d'amidon.

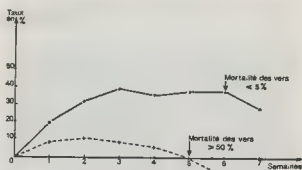


FIG. 1. — Courbes de croissance d'*E. fetida* sur compost avec (●—●) ou sans (---) apport de P_2O_5 .

L'augmentation de la température et de la durée d'incubation n'ont apporté aucune modification à la quantité de sucres réducteurs produits. La quantité maximale de sucres réducteurs susceptibles d'être produite par individu est de 1 mg/3 heures. Cette valeur est faible comparée à celles obtenues à partir du papier filtre (4 mg/individu) ou de la C.M.C. (10 mg/individu) comme substrat cellulosique

3. CROISSANCE DES VERS DE TERRE (Fig. 1)

Pratiquement, aucune croissance n'est observée chez les vers élevés dans le compost de 8 mois sans apport de P_2O_5 ; on constate même une forte mortalité.

L'apport de phosphore assimilable permet d'obtenir une croissance correspondant à plus de 30 % du poids initial. La croissance s'arrête entre la deuxième et la troisième semaine sans qu'il y ait eu production de cocons ; cet arrêt de croissance s'explique sans doute plus par l'épuisement du milieu que par l'arrivée des animaux à leur poids maximal. On observe une faible mortalité des vers

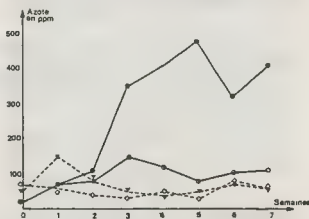


FIG. 2. — Évolution de l'azote assimilable au cours du temps dans le compost sans apport de P_2O_5 . La présence de vers de terre (●—●) conduit à une augmentation de l'ammoniacale vraisemblablement par excréation et ammonification des cadavres ; la nitrification (▼—▼) n'est légèrement stimulée que dans la 1ère semaine d'élevage où les vers conservent une certaine activité et enrichissent le milieu en excréation.

○—○ N-NH_4 et □—□ N-NO_3 en absence de vers

4. ÉVOLUTION DE L'AZOTE ASSIMILABLE (Fig. 2 et 3)

Le compost sans vers et sans apport de P_2O_5 apparaît comme stable ; il n'y a pratiquement pas de minéralisation de l'azote. Si on apporte des vers dans le compost, on constate au départ une légère production de nitrates, sans doute à partir des excréments des vers. Dès la seconde semaine, les nitrates diminuent et se stabilisent à un bas niveau pendant le reste de l'expérience. L'augmentation de l'ammoniaque peut être attribuée aux excréments et à l'ammonification des cadavres. L'apport de phosphate entraîne une minéralisation de l'azote dans les premières semaines pour les traitements avec ou sans vers. La présence de vers de terre actifs stimule la nitrification sans doute en grande partie du fait du brassage du milieu.

L'augmentation de l'azote assimilable dure peu, indiquant que le substrat minéralisable est en très faible quantité et s'épuise rapidement.

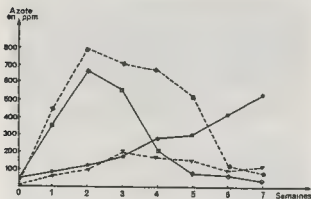


FIG. 3. — Évolution de l'azote assimilable au cours du temps dans le compost enrichi en P_2O_5 . En présence de vers, l'ammoniaque (●—●) produit se retrouve sous forme de nitrates (■—■) principalement dans les premières semaines où les vers s'alimentent et sont très actifs ; l'accumulation d'ammoniaque apparaît avec le déclin d'activité des vers.

□—□ $N-NH_4$ et ▼—▼ $N-NO_3$ en absence de vers.

5. NUMÉRATION DES PROTOZOAIRES (Tabl. III, Fig. 4)

Dans le compost de 8 mois, le nombre des protozoaires est sensiblement le même qu'il y ait ou non des vers. Comme ces nombres ne subissent pas de variation, on peut supposer que les protozoaires sont à l'état de kystes. Le compost additionné de phosphate assimilable contient dès la seconde semaine un nombre de protozoaires très significativement plus élevé que le compost initial ; ultérieurement, ce nombre reste stable probablement du fait de leur enkystement lié au déclin de la microflore.

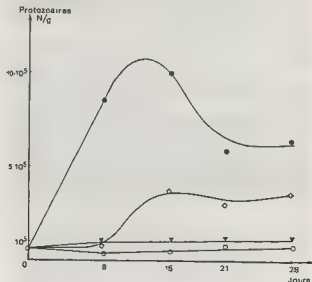


FIG. 4. — Évolution du nombre de protozoaires dans les différents traitements. Le nombre de protozoaires ne varie pas dans le compost non enrichi en P_2O_5 qu'il y ait (▼—▼) ou non (○—○) des vers. Dans le compost enrichi en P_2O_5 sans vers (□—□) il s'élève nettement (trophozoïtes) et s'établit à un niveau nettement supérieur (kystes). Si les vers agissent en présence de P_2O_5 (●—●), l'augmentation numérique des protozoaires est beaucoup plus importante, puis, entre la 2ème et la 15ème semaine, le prélèvement alimentaire avant la stabilisation due à l'enkystement du peuplement d'où une chute relative avant la stabilisation due à l'enkystement. Dans tous les cas, l'apport de P_2O_5 augmente significativement le niveau de stabilisation des peuplements de protozoaires.

TABEAU III

Évolution du nombre de protozoaires par g de compost (mat. sèche). Sous chaque estimation figure, entre parenthèses, l'intervalle de confiance $P = 0,95$. Pour que 2 estimations puissent être considérées comme significativement distinctes ($P = 0,95$), elles doivent au moins être dans le rapport 1 à 2.

	8 jours	15 jours	21 jours	28 jours
Compost	42.525 (25.929 — 60.741)	49 146 (29.967 — 80.599)	74.130 (45.201 — 121.573)	79.423 (48.428 — 130.253)
Compost + vers	93.339 (56.915 — 153.075)	97.713 (59.581 — 160.249)	102.656 (62.595 — 168.355)	116 589 (71.090 — 191.205)
Compost + 10 % P_2O_5	70.789 (43.164 — 116.093)	371.906 (226.772 — 609.925)	306.195 (186.704 — 502.159)	353.958 (215.828 — 580.491)
Compost 10 % P_2O_5 + vers	852.817 (520.001 — 1.398.619)	1.008.448 (615.490 — 1.653 858)	589.142 (359 233 — 966.192)	649 094 (395.789 — 1.064.514)

La présence de vers dans les composts enrichis en P_2O_5 entraîne une très significative multiplication de protozoaires par rapport au compost de départ ou à celui enrichi en P_2O_5 mais sans vers de terre. Une relative décroissance du nombre de protozoaires intervient entre la deuxième et la troisième semaine. Elle correspond à une stabilisation de la croissance des vers ainsi qu'à la décroissance de la production de nitrates. Les formes actives des protozoaires seraient utilisées par les vers et non renouvelées ; seuls de nombreux kystes subsisteraient.

CONCLUSION ET DISCUSSION

Le compost d'ordures ménagères âgé de 8 mois, que nous avons utilisé, semble stabilisé à un C/N voisin de 30 : dans nos conditions expérimentales, aucune évolution appréciable n'a pu être obtenue en présence ou non de vers de terre. L'observation des tas de compost à l'usine de traitement indique toutefois que des champignons peuvent par endroit se développer et que des vers colonisent alors souvent naturellement le compost légèrement en dessous de ces emplacements. Les champignons font apparaître probablement des produits de décomposition attractifs pour les vers comme le pensent COOKE et LUXTON (1980). Dans notre système expérimental, *E.f.a.* ne peut s'alimenter à partir du compost stabilisé : la cellulose liée à son tube digestif est en particulier incapable d'attaquer la fraction non humifiée qui n'est sans doute pas uniquement cellulosique.

L'enrichissement du compost en phosphore assimilable permet aux vers d'avoir une certaine croissance. Il n'est pas exclu que cette dernière soit due à l'utilisation de produits de dégradation libérés au cours de la reprise d'activité de la microflore ; elle serait surtout due à la consommation de protozoaires bactériophages qui redeviennent actifs peu après la microflore.

Pour interpréter les résultats expérimentaux obtenus, il est nécessaire de faire appel à quelques notions générales sur les protozoaires. Ceux-ci doivent être considérés comme des microorganismes puisqu'ils sont capables de se multiplier très rapidement dès que les conditions sont favorables ; de fait, ils ont une forte production annuelle qui serait de 50 à 300 fois la biomasse instantanée d'après les estimations de STOUT et HEAL (1967), soit environ 5 à 30 tonnes poids frais) à l'hectare. La masse des bactéries qu'ils consommeraient annuellement représenterait 3 à 4 fois la biomasse bactérienne instantanée (ELLIOT et COLEMAN, 1977) et pourrait même atteindre 50 fois cette biomasse (HEAL, 1967). Lorsqu'ils ne peuvent plus croître (pénurie alimentaire en particulier), beaucoup de protozoaires du sol s'enkystent (BAND, 1963) et peuvent survivre ainsi très longtemps. Leur retour à l'activité (dékystement) ne peut avoir lieu qu'en présence de concentrations suffisantes en certaines substances produites par l'activité métabolique de la microflore telles que certains acides aminés (DROZANSKI, 1961 ; SINGH *et al.*, 1971).

Dans l'ensemble, les nombres de protozoaires et de bactéries paraissent varier en sens inverse (CUTLER *et al.*, 1923, CLÄRHOLM, 1981). Toutefois, les protozoaires sont incapables de faire disparaître les populations bactériennes dont ils se nourrissent dès lors que ces bactéries peuvent se multiplier (HABTE et ALEXANDER, 1978) ; la prédation ne fait qu'abaisser le niveau d'équilibre de la population de proies. Bien plus, de nombreux auteurs ont constaté que les protozoaires stimulent l'activité métabolique des populations bactériennes dont ils se nourrissent. Pour expliquer ce paradoxe, plusieurs interprétations peuvent être proposées, entre autres celle d'un recyclage accéléré de certains nutriments comme le phosphore (COLE *et al.*, 1978), éléments qui, en

absence de prédation, seraient bloqués dans la biomasse microbienne.

Les divers aspects évoqués montrent que les protozoaires du sol constituent une ressource alimentaire importante, produite aux dépens de la biomasse bactérienne et facilement digestible (absence de capsule, de paroi complexe, ...) à certains moments lorsque les formes actives (trophozoïtes) prédominent sur les kystes. Des interrelations étroites existent entre protozoaires et microflore.

Enfin, il a été démontré à plusieurs reprises que l'apport de fumure minérale provoquait une augmentation durable de l'effectif des protozoaires d'un sol (SINGH, 1949 ; ELLIOT et COLEMAN, 1977 ; KASI VISWANATH et PILLAI, 1977). Dans le compost sans addition de phosphore, où les vers ne présentent aucune croissance, les protozoaires sont effectivement au repos, vraisemblablement à l'état de kystes, puisque leur nombre est pratiquement constant en fonction du temps : or, sous forme de kystes, ils ne sont pas utilisables par les vers (ROUELLE et PUSSARD, 1982). Par contre, l'apport de phosphore permet une certaine reprise de l'activité bactérienne qui provoque elle-même le dékystement et la multiplication des protozoaires : ces phénomènes sont révélés par les importantes variations de la densité des peuplements. Les protozoaires sont alors à l'état de trophozoïtes, donc facilement utilisables par les vers. Les niveaux très élevés des peuplements de protozoaires en présence de vers doivent être attribués à une stimulation soutenue des bactéries par l'activité et les excréments des vers, ce qui compenserait largement les destructions de protozoaires qui se produisent dans le tube digestif de ces animaux. Il faut également admettre que les bactéries sont aussi stimulées par les protozoaires non seulement par recyclage de nutriments mais aussi par destruction de bactéries, ce qui libère des sites d'attaque de la matière organique et les rend disponibles pour de nouvelles vagues bactériennes.

Le compostage accéléré des déchets végétaux en présence de vers (FAYOLLE, 1982) doit être en grande partie lié aux interactions qui se produisent le long de la chaîne trophique : bactéries ► protozoaires ► vers de terre. Vers de terre et protozoaires stimulent par ailleurs les développements bactériens, premier maillon de la chaîne.

Alors que les vers de terre exercent prédation et stimulation à une grande échelle (ingestion du milieu, déplacement, excréments et fèces), les protozoaires agissent de la même manière mais au niveau de la bactérie.

Les fèces de vers de terre sont particulièrement riches en phosphore assimilable (LUNT et JACOBSON, 1944 ; SHARPLEY et SYERS, 1976) et représentent de ce fait un élément de stimulation des protozoaires nécessaires à l'alimentation des vers. Les protozoaires eux-mêmes seraient capables de rejeter non seulement des composés phosphatés mais également des phosphates (LEBOY *et al.*, 1964).

L'enrichissement d'un sol en phosphore assimilable provoque une meilleure agrégation ainsi qu'une plus grande absorption d'eau et une meilleure porosité (LUTZ *et al.*, 1960) ; ces diverses caractéristiques du sol favorisent l'activité biologique qui est elle-même largement responsable de leur intensification et de leur entretien.

La richesse en phosphore assimilable des fèces de vers de terre serait due à l'action d'une phosphatase alcaline d'origine lombricienne (SATCHELL, 1983) et peut être aussi à la lyse des protozoaires, ce qui libère des résidus membranaires de la digestion des bactéries contenues dans les vacuoles digestives.

Nous pensons avoir montré comment la prédation des bactéries par les protozoaires peut allouer une ressource appréciable aux vers de terre. En stimulant les bactéries par

leurs activités, ces derniers favorisent la multiplication des protozoaires au lieu de provoquer leur déclin. Les activités conjuguées de ces animaux appartenant à la mésofaune et à la microfaune du sol orientent les activités microbiennes de minéralisation. L'alimentation des vers ne peut donc se faire d'une manière optimale qu'au prix d'une accélération de la décomposition des débris végétaux.

Par ailleurs, d'autres invertébrés que les vers de terre pourraient se nourrir de protozoaires : en particulier cela semble bien être le cas du nématode *Mesodiplogaster lheritieri* dont le développement en microcosme est considérablement accéléré lorsqu'en plus de la bactérie *Pseudomonas cepacia* il dispose d'amibes *Acanthamoeba polyphaga* (ANDERSON *et al.*, 1978)

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON (R.V.), ELLIOTT (E.T.), McCLELLAN (J.F.), COLEMAN (D.C.), COLE (C.V.) et HUNT (H.W.), 1978. — Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. III Biotic interactions of bacteria, amoebae and nematodes. *Microb. Ecol.*, **4**, 361-371
- BAND (R.N.), 1963. — Extrinsic requirements for encystation by the soil amoeba *Hartmannuella rhyodes*. *J. Protozool.*, **10**, 101-106
- CLARHOLM (M.), 1981. — Protozoan grazing of bacteria in soil Impact and importance. *Microb. Ecol.*, **7**, 343-350
- COLE (C.V.), ELLIOTT (E.T.), HUNT (H.W.) et COLEMAN (D.C.), 1978. — Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. V. Phosphorus transformation. *Microb. Ecol.*, **4**, 381-387
- COOKE (A.) et LUXTON (M.), 1980. — Effect of microbes on food selection by *Lumbricus terrestris*. *Rev. Ecol Biol Sol.*, **17**, 3, 365-370.
- CUTLER (D.W.), 1920. — A method for estimating the number of active Protozoa in the soil. *J. agric. Sci.*, **10**, 135-143.
- CUTLER (D.W.), CRUMP (L.M.) et SANDON (H.), 1923. — A quantitative investigation of the bacterial and protozoal population of the soil with an account of the protozoan fauna. *Philos. Trans. roy. Soc. B*, **211**, 317-350
- DARBYSHIRE (J.F.), WHEATHLEY (R.E.), GREAVES (M.P.) et INKSON (R.H.E.), 1974. — A rapid micromethod for estimating bacterial and protozoan populations in soil. *Rev. Ecol Biol Sol.*, **11**, 4, 465-475
- DROUINEAU (G.) et GOUNY (P.), 1947. — Contribution à l'étude du dosage de l'azote nitrique par la méthode Dewarda. *Ann. Agron.*, **2**, 162-164.
- DROZANSKI (W.), 1961. — The influence of bacteria on the exystment of soil Amoebae. *Acta microbiol pol.*, **10**, 147-153.
- ELLIOTT (E.T.) et COLEMAN (D.C.), 1977. — Soil protozoan dynamics in a shortgrass prairie. *Soil Biol Biochem.*, **9**, 113-118.
- FAYOLLE (L.), 1982. — Étude de l'évolution du système déchets-lombriens-microorganismes. Thèse Doct. Ing., Univ. Lyon-I, 1-130.
- HABTE (M.) et ALEXANDER (M.), 1978. — Mechanisms of persistence of low numbers of bacteria preyed upon by protozoa. *Soil Biol Biochem.*, **10**, 1-6
- HEAL (O.W.), 1967. — Quantitative feeding studies on soil Amoebae. *Proc. Coll. Braunschweig-Völkenrode*, 1966, Progress in Soil Biology.
- KASI VISWANATH (G.) et PILLAI (S.C.), 1977. — Influence of superphosphate on soil Protozoa. *J. indian Inst. Sci.*, **59**, 8, 113-120
- LEBOY (P.S.), CLINE (S.G.) et CONNER (R.C.), 1964. — Phosphate, purines and pyrimidines as excretory products of *Tetrahymena*. *J. Protozool.*, **11**, 217-222.
- LUNT (H.A.) et JACOBSON (G.M.), 1944. — The chemical composition of earthworm casts. *Soil. Sci.*, **58**, 367-375
- LUTZ (J.F.), GARCIA-LAGOS (R.) et HILTON (G.H.), 1960. — The effect of phosphate fertilizers on some physical properties of soil. 7th Int. Cong. Soil Sci. Madison, Wisconsin, **1**, 241-248
- MILES (H.B.), 1963. — Soil Protozoa and earthworm nutrition. *Soil Sci.*, **95**, 407-409
- PETTERSON (G.) et FORATH (J.), 1966. — Cellulolytic enzyme from *Penicillium notatum* in Methods of enzymology, **8**, 603-607.
- PIEARCE (T.G.) et PHILLIPS (M.J.), 1980. — The fate of ciliates in the earthworm gut : an in vitro study. *Microb. Ecol.*, **5**, 313-319
- PUSSARD (M.) et DELAY (F.), 1983. — Détermination du degré d'activité des populations d'amibes nues (*Amoebida*, *Protozoa*) dans le sol. *J. Protozool.*, **30**, 72A-73A.
- ROUELLE (J.), 1983. — Introduction of amoeba and *Rhizobium japonicum* into the gut of *Eisenia fetida* (Sav.) and *Lumbricus terrestris* L. In SATCHELL J.E. «Earthworm ecology», Chapman and Hall, 375-381.
- ROUELLE (J.) et PUSSARD (M.), 1982. — Devenir de quelques amibes (*Protozoa*, *Amoebida*) dans le tube digestif des vers de terre *Eisenia fetida* et *Lumbricus terrestris* J. *Protozool.*, **29**, 311.
- SATCHELL (J.E.), 1983. — Earthworm microbiology. In SATCHELL J.E. «Earthworm ecology», Chapman and Hall, 351-364
- SHARPLEY (A.N.) et SYERS (J.K.), 1976. — Potential role of earthworm casts for the phosphorus enrichment of runoff waters. *Soil Biol. Biochem.*, **8**, 341-346
- SINGH (B.N.), 1949. — The effect of artificial fertilizers and dung on the numbers of Amoebae in Rothamsted soils. *J. gen. Microbiol.*, **3**, 204-210
- SINGH (B.N.), DATTA (T.) et DUTTA (G.P.), 1971. — Factors inducing excystation in free-living amoebae. *Indian J. exper Biol.*, **9**, 350-357.
- STOUT (J.D.) et HEAL (O.W.N.), 1967. — Protozoa. In BURGERS A. et RAW F. «Soil Biology», Acad. Press, 149-195.
- TARUM GHOSE, MONTENECOURT (B.S.) et (D.E.) EVE-LEIGH, 1981. — Measure of cellulosic activity substrate, assays activities and recommendations. Biotechnologie commission, international union of pure and applied chemistry, 1-29.

PARTAGE DE L'ESPACE CHEZ QUELQUES ESPÈCES D'ARAIGNÉES SOLITAIRES : APPROCHE ÉTHOLOGIQUE

par Alain PASQUET et Raymond LÉBORGNE

Laboratoire de Biologie du Comportement, Université de NANCY I, Faculté des Sciences
Département de Neurobiologie et de Biologie du Comportement
B.P. 239 — 54506 VANDOEUVRE-LES-NANCY Cedex France

MOTS-CLÉS : Territorialité - Agrégation - Relations interindividuelles - Araignées orbitèles

KEY-WORDS : Territoriality - Aggregation - Interindividual relations - Orbweaving Spiders

RÉSUMÉ

Chez les Araignées à toile géométrique, l'étude de la distribution des individus au sein des populations, permet de mettre en évidence différents types de répartition spatiale.

La comparaison des distances observées au plus proche voisin avec les distances théoriques pour des individus distribués au hasard montre que, pour les populations étudiées, la répartition est de type au hasard pour *Araneus diadematus*, de type régulier ou territorial pour *Araneus diadematus*, régulier (territorial) pour *A. Marmoreus* et de type agrégatif pour *Zygiella x-notata*.

L'analyse des facteurs susceptibles d'intervenir sur la mise en place et le maintien de telles répartitions, a permis de montrer, pour nos populations, que pour les deux espèces dont les répartitions ne sont pas de type au hasard, les facteurs physiques et faunistiques ne pouvaient être retenus pour expliquer les répartitions observées.

Un certain nombre d'arguments, qui sont discutés, sont en faveur de l'intervention de relations entre les individus pour expliquer ces différents types de partage de l'espace.

SUMMARY

In studying spatial arrangements of individuals in orb-weaving spiders species, it is possible to show different types of distribution.

By comparison of the observed nearest neighbor distances with the theoretical distances found for individuals which would be spaced according to a random distribution, we showed in our natural populations that the repartition was at random for *Araneus diadematus*, regular (territorial) for *A. Marmoreus* and aggregated for *Zygiella x-notata*.

The analysis of different factors showed that the environmental ones (physical, faunal) were not sufficient to explain the non random repartition of *Araneus marmoreus* and *Zygiella x-notata*. Some arguments, which are discussed, suggest the influence of interindividual interactions.

INTRODUCTION

L'étude des stratégies prédatrices chez les Araignées à toile doit intégrer plusieurs niveaux correspondant chacun à un système de filtres par rapport à l'impact sur les populations de proies potentielles. Ces différents niveaux concernent : le placement du prédateur dans le milieu, la construction d'un piège adapté, les rythmes d'activité, les interactions entre le prédateur et la proie interceptée par le piège (PASQUET, 1984 a). Seul le premier niveau sera abordé dans cet exposé qui a pour but de présenter sous un angle éthologique, quelques aspects des modalités d'occupation de l'espace chez les Araignées orbitèles. Une telle approche tend à analyser la répartition des individus d'une population en tenant compte de relations interindividuelles dans le type de répartition observée sans pour autant négliger l'influence des autres facteurs du milieu dans cette répartition.

La répartition des individus d'une population naturelle peut se faire selon trois types : au hasard, régulier ou agrégatif (PIELOU, 1960). Chez les Araignées solitaires, il existe quelques exemples de répartition au hasard (PASQUET, 1984 b),

cependant la distribution des individus reflète le plus souvent la distribution des ressources de l'habitat (BÜRGESS & UETZ, 1982).

Au sein d'une population, en plus de leur relation avec le milieu, les individus interagissent aussi les uns avec les autres ce qui peut influencer directement leur positionnement. Chez les Araignées sociales, par exemple, l'attraction entre les individus permet d'expliquer en partie leur agrégation (KRAFFT, 1970, 1979, 1982). Chez les Araignées solitaires, peu de travaux mettent en évidence l'influence des congénères sur le positionnement d'un individu. RIECHERT (1978) suggère l'intervention d'interactions entre les individus pour expliquer la répartition régulière d'*Agelenopsis aperta*, Araignée à toile en nappe. De même, SCHAEFER (1978) suggère une compétition entre les individus pour l'occupation des sites de construction de la toile, chez *Florinia burculenta*.

Dans la mesure où les interactions entre les individus sont susceptibles d'influencer l'occupation de l'espace et l'exploitation des ressources, elles participent à l'intégration de l'animal dans son milieu. Il est donc important de les prendre en considération pour rendre compte du fonctionnement des

ecosystèmes.

Chez les Araignées à toile géométrique, un certain nombre d'études concernent la répartition des individus (FARR, 1977; UETZ, 1978), mais peu font intervenir l'existence probable de relations entre les individus pour le partage de l'espace (SCHOENER et TOFT, 1983; LEBORGNE et PASQUET, 1984). C'est pour aborder ce problème que nous nous sommes intéressés à quelques Araignées orbitales de milieux ouverts (prairies en friches) : *Araneus marmoreus* (Clerck) et *A. diadematus* (Clerck) et à une espèce «semi-domestique» présente à l'extérieur des constructions humaines, *Zygiella x-notata* (Clerck).

Le choix des Araignées orbitales comme modèle d'étude, présente de nombreux avantages pour des études de répartition et pour appréhender le rôle des relations entre individus dans les différents types de distribution. En effet, ces Araignées tissent une toile facilement repérable qui, dans la mesure où elle est indispensable à l'individu pour la capture de ses proies, constitue un bon indice d'occupation d'un site, reflétant en partie l'expression de son comportement prédateur.

MODES D'OCCUPATION DE L'ESPACE

L'étude de la distribution des individus d'une population est basée sur l'analyse des distances interindividuelles. Aussi, que ce soit pour les espèces des prairies (*Araneus marmoreus* et *A. diadematus*) ou pour l'espèce «semi-domestique» (*Zygiella x-notata*), une cartographie la plus précise possible de la position de chaque individu est établie. A partir de celle-ci, nous avons mesuré les distances interindividuelles.

Pour les deux premières espèces, la prairie (divisée en quadrats de 100 m²) est explorée par bandes transversales contiguës de 1 m de large. Pour chaque individu rencontré (femelles adultes en septembre, époque de l'étude), sur sa toile, ou dans sa retraite, sa position par rapport aux bords du quadrat est notée. Pour repérer le maximum d'Araignées de la population, plusieurs jours successifs de relevés ont été nécessaires. Néanmoins, les données restent cohérentes, car nous avons constaté qu'il y avait peu de changements de site pour ces espèces (moins de 5 % à l'état adulte).

En ce qui concerne *Zygiella x-notata*, les individus (femelles adultes en octobre, époque des relevés) occupent le pourtour extérieur de 10 fenêtres trapézoïdales (L = 1,24 m, l = 1,02 m, H = 2,05 m) d'une cour du campus de l'université. Pour chaque individu, la hauteur du centre de la toile et celle de la retraite sont mesurées par rapport au sol.

Dans les deux cas la totalité du milieu a été prise en compte, supprimant de ce fait les problèmes d'échantillonnage.

Le principe général de l'analyse est basé sur la comparaison de la répartition observée des individus, établie à partir des distances au plus proche voisin, à une répartition au hasard en utilisant les tests de CLARKE et EVANS (1954), de THOMPSON (1956) et le «goodness of fit test» de CAMPBELL et CLARK (1971). Les deux premiers tests ont été utilisés pour les espèces de prairie qui se répartissent dans un plan. Le troisième test a été utilisé pour la population de *Zygiella x-notata* dont les individus se distribuent linéairement le long des montants des fenêtres.

1. ARANEUS DIADEMATUS : RÉPARTITION DE TYPE AU HASARD

La carte de répartition réalisée pour la parcelle étudiée, révèle que les individus de cette espèce n'occupent qu'une

bordure en lisière forestière. La distance moyenne au plus proche voisin est de 2,32 m avec un écart-type de 1,07 m.

Cette répartition de la population par rapport à la surface totale de la prairie, est confirmée par les tests de CLARKE et EVANS et de THOMPSON qui indiquent tous deux, pour l'ensemble de la prairie, une distribution de type agrégatif.

Cependant, si on ne prend en compte que les quadrats de la bordure où cette espèce est présente, les mêmes tests indiquent que la répartition des individus ne diffère pas d'une répartition au hasard.

Il semble donc exister des facteurs influençant la répartition des individus en une zone particulière du milieu. Mais ces facteurs sont très certainement indépendants des relations interindividuelles puisque la distribution des individus à l'intérieur de cette zone est de type au hasard.

2. ARANEUS MARMOREUS : RÉPARTITION DE TYPE RÉGULIER

En ce qui concerne la population totale de la prairie, la distance moyenne au plus proche voisin observée chez *Araneus marmoreus* (1,76 m avec un écart-type de 0,82 m) est significativement supérieure à la distance moyenne théorique. Ceci indique que les individus sont répartis régulièrement les uns par rapport aux autres dans un système territorial tel que le définit DAVIES (1978) : «I (...) will recognise a territory whenever individual animals or groups are spaced out more than would be expected from a random occupation of suitable habitat».

Les résultats sont similaires que l'on utilise le test de CLARKE et EVANS ou celui de THOMPSON. Cependant, la densité des individus n'est pas homogène pour l'ensemble de la prairie. Aussi, à partir de la densité moyenne (9,8 individus/100 m²) il est possible de diviser la population en deux sous-populations, l'une de «faible» densité (regroupant les quadrats contenant moins de 10 Araignées) et l'autre, de «forte» densité (regroupant les quadrats contenant plus de 10 Araignées). L'étude des distributions dans chacune de ces zones, par les tests précédents, révèle que dans la zone de «forte» densité, la répartition est toujours de type régulier alors que dans la zone de «faible» densité, elle ne diffère pas d'une répartition au hasard.

3. ZYGIELLA X-NOTATA : RÉPARTITION DE TYPE AGRÉGATIF

Les individus de la population de *Zygiella x-notata* se répartissent linéairement le long de pourtours de fenêtres avec une densité moyenne de 2,25 individus/mètre.

Que l'on considère l'ensemble de l'habitat, les zones de «forte» densité (plus de 2 individus/mètre) ou de «faible» densité (2 individus / mètre), l'analyse par le «goodness of fit test» révèle dans tous les cas, une distribution de type agrégatif, ce qui signifie que par rapport à l'ensemble des disponibilités du milieu, les individus sont plus proches les uns des autres que ne le prévoit le hasard.

MÉCANISMES POUVANT INTERVENIR DANS LA MISE EN PLACE ET LE MAINTIEN DE CES DIFFÉRENTS TYPES DE RÉPARTITION

Les analyses précédentes de la distribution des individus d'une population dans un habitat, permettent de rendre compte des différents types d'organisation spatiale des individus. À partir des résultats de ces analyses, des hypothèses relatives aux mécanismes intervenant dans la mise en place des répartitions observées, peuvent être émises.

La distribution des individus d'une population peut être considérée comme la résultante des différentes réponses des individus aux facteurs physiques et faunistiques (proies) du milieu en fonction de leurs contraintes phylogénétiques et de leurs besoins. Elle peut être aussi la réponse à la présence des congénères. Ainsi, si une distribution de type au hasard comme celle d'*Araneus diadematus* ne permet pas d'envisager, immédiatement, l'influence de relations interindividuelles sur l'organisation de la population, le rôle des interactions conspécifiques est fortement suggéré pour *Araneus marmoreus* avec des effets de distanciation des individus (répartition de type régulier, territorial) et pour *Zygiella x-notata* avec des effets favorisant le regroupement des individus (répartition de type agrégatif).

De même, les analyses, en fractionnant la population en fonction de la densité des individus, permettent de préciser l'importance des phénomènes révélés par l'analyse d'ensemble. Ainsi, la répartition de type agrégatif chez *Zygiella x-notata*, qui est confirmée quelle que soit la densité des individus, implique des mécanismes de même nature au niveau des interactions interindividuelles, quel que soit le nombre d'individus présents. Par contre, chez *Araneus marmoreus*, les modalités de répartition varient en fonction de la densité, ce qui révèle des interactions dépendantes du nombre d'individus présents en un lieu donné.

Cependant avant de préjuger du rôle des relations interindividuelles dans l'organisation spatiale des individus, il est utile d'étudier différents facteurs du milieu qui sont susceptibles d'influer la répartition (supports physiques, proies).

1. FACTEUR STRUCTURES PHYSIQUES DU MILIEU ET RÉPARTITION

La construction d'une toile nécessite la présence de supports. Chez les Araignées à toile géométrique, ces supports servent à maintenir un pont suspensoire auquel sera accrochée la surface de capture. Dans le cas des *Araneus marmoreus* de la prairie étudiée, ces supports sont uniquement constitués par des tiges d'ombellifères et de légumineuses. La répartition de ces supports pourrait donc influencer sur celle des Araignées.

Araneus marmoreus utilise deux ou trois supports de ce type, pour la construction d'une toile. Une estimation par carré de 1 m², du nombre de supports potentiels, montre que la densité de ceux-ci est nettement supérieure à celle des Araignées (200 fois plus). Leur distribution engendre donc beaucoup plus de sites potentiels qu'il n'y en a d'utilisés effectivement, aussi ce facteur ne peut à lui seul expliquer la répartition des individus.

Pour *Zygiella x-notata*, nous avons déjà souligné que les structures physiques du milieu servant à la fixation des points d'attache de la toile, sont présentes de façon continue. Elles ne constituent donc pas un élément pouvant justifier le type de répartition observée.

2. FACTEUR PROIES ET RÉPARTITION

Chez *Araneus marmoreus*, une étude du régime alimentaire (PASQUET, 1984 c) nous a montré que cette espèce de grande taille (10-14 mm) consommait surtout des proies de petite taille (0 - 4 mm, 86 % du nombre total des proies capturées) et peu de proies de grande taille (> 4 mm, 4,5 % du nombre total des proies capturées). Les proies sont surtout des Diptères (75 % du régime). L'ensemble de ces proies appartient à un grand nombre d'espèces différentes, et *Araneus marmoreus* présente un régime alimentaire varié.

Pour admettre que le facteur proies influe sur la répartition des individus, il faudrait admettre que les différents types de proies aient eux aussi simultanément la même répartition régulière en utilisant, par exemple les mêmes zones de vol. Ceci est très peu probable et le facteur proies ne peut donc à lui seul expliquer la répartition observée pour cette population.

Il en est de même pour *Zygiella x-notata*. En effet, une étude de la répartition des proies potentielles dans des zones occupées et des zones non occupées par cette espèce, n'a pas permis de mettre en évidence de différences nettes tant en ce qui concerne la qualité qu'en ce qui concerne la quantité des proies disponibles, bien que ces zones soient équivalentes du point de vue de leurs structures physiques (fenêtres).

3. RELATIONS INTERINDIVIDUELLES ET RÉPARTITION

La répartition de type régulier présentée par la population d'*Araneus marmoreus* conduit à la notion de territoire. Lorsqu'elle n'est pas interprétable par la répartition régulière de facteurs du milieu «recherchés» par l'animal, elle suppose l'existence d'interactions entre congénères permettant le maintien de ces territoires. Ces interactions de type agonistiques amenant une distanciation des individus peuvent résulter de l'affrontement direct des congénères (RIECHERT, 1978 ; BUSKIRK, 1975) ou de l'existence dans l'environnement, de signaux indiquant la présence d'un individu en un endroit donné, même en son absence.

Chez *Araneus marmoreus*, avant de construire sa toile, l'Araignée peut mettre en place plusieurs fils suspenseurs, dans différentes directions de l'espace. De plus, bien que les changements de site soient peu fréquents, les déplacements de la toile autour du point «fixe» que représente la retraite sont plus fréquents (25 % des individus).

Les différents fils suspenseurs construits occupent ainsi, un cercle ayant pour centre la retraite et pour rayon la longueur du plus grand fil suspenseur. Cet ensemble de structures soyeuses rayonnantes, peu quantifiable mais visible sur le terrain, pourrait alors, servir d'élément informatif pour d'éventuels intrus et être les «bornes» du territoire. En effet, chez cette espèce, la distance au plus proche voisin est sensiblement égale au double de la longueur des fils suspenseurs. Les territoires peuvent donc être assimilés aux aires circulaires précédemment évoquées.

De même, lorsque les répartitions de type agrégatif ne peuvent être expliquées par des conditions particulières du milieu, il peut être nécessaire d'en rechercher les causes au niveau des relations interindividuelles.

Ainsi, chez *Zygiella x-notata*, nous avons pu mettre en évidence l'existence d'une attraction, exercée par les structures soyeuses déposées par les congénères. En effet, placées dans une situation de choix entre un environnement sans structures soyeuses et un environnement en contenant, ces Araignées préfèrent s'installer dans le second (PASQUET et

LEBORGNE, non publié). Des expériences de choix dans des labyrinthes en T confirment et montrent de plus que les temps d'activité et de repos sont plus importants dans la branche contenant le substrat déposé par un congénère, que dans celle n'en contenant pas (ROLAND *et al.*, non publié).

CONCLUSION

Chez les Araignées fileuses, le positionnement de l'individu dans le milieu correspond au choix d'un emplacement où sera installé le piège. Partage de l'espace et exploitation des ressources sont donc pour ces espèces indissociables.

Les facteurs du milieu peuvent être des éléments importants conditionnant les types de répartition observés. Ainsi, les facteurs physiques : température, taux d'humidité, présence de supports adéquats pour le tissage de la toile, peuvent influencer le positionnement des Araignées (NORGAARD, 1951 ; EBERHARD, 1971 ; HALLANDER, 1970 ; COLEBOURN, 1974 ; RIECHERT *et al.*, 1973). Des relations entre certains types de plantes et la distribution des individus ont également pu être mises en évidence (CHEW, 1961 ; RIECHERT, 1976).

L'occupation d'un site donné par une Araignée peut aussi être en relation avec le facteur proies potentielles (RIECHERT, 1976 ; PASQUET, 1984 a). De plus la nature et la quantité de proies peuvent influencer la structure même de la population. UETZ *et al.* (1982) montrent chez *Metespeira spinipes*, que les distances au plus proche voisin sont liées à la quantité de proies disponibles et à la sévérité des conditions du milieu. Alors que dans les zones pauvres en proies, ces Araignées sont essentiellement solitaires, dans les zones riches, elles vivent en groupe (social-territorial). Dans ce cas, les fils de charpente des toiles sont communs aux individus du groupe mais chacun possède son propre piège et n'y tolère aucun congénère. La taille de ces groupes dépend aussi, de la disponibilité du milieu en proies. Des résultats similaires ont été obtenus chez *Philoponella ovata* (SMITH, 1983). Bien que les mécanismes mis en jeu soient inconnus (appréciation de la quantité de proies disponibles, tolérance des individus vis-à-vis des congénères...), ces différents types de structuration des populations sont en partie le reflet de réponses individuelles au facteur proies.

Cependant, l'ensemble de ces facteurs du milieu ne permet pas toujours, à eux seuls, d'expliquer les répartitions observées et il ne faut pas alors négliger l'importance des relations interindividuelles.

Ainsi, pour expliquer le maintien d'un système territorial chez l'Araignée solitaire *Agelenopsis aperta*, RIECHERT (1978, 1979) invoque l'intervention de relations agonistiques entre les individus. De même, l'organisation sociale-territoriale chez *Metabus gravidus* (BUSKIRK, 1975) peut s'expliquer par l'existence de relations agonistiques lorsque les individus se rencontrent sur les toiles de capture alors qu'ils se tolèrent sur les fils de charpente communs à l'ensemble des toiles individuelles constituant la colonie.

Chez les Araignées sociales comme *Agelena consociata* (KRAFFT, 1970) ce sont des mécanismes de tolérance réciproque et d'interaction qui permettent de comprendre la vie en groupe sur une même surface de capture.

Nous avons montré que les relations interindividuelles pouvaient être évoquées aussi bien pour les répartitions régulières (*Agelena marmorea*) que pour les répartitions aggrégatives (*Zygiella x-notata*) et que, dans les deux cas, les échanges d'information entre les individus pouvaient passer par l'intermédiaire des structures soyeuses. Ceci confirme le rôle

fondamental de ces structures en tant qu'élément de communication chez les Araignées, rôle qui avait, jusqu'à présent, été souligné dans le cadre des relations entre partenaires sexuels ou des relations sociales (JACKSON, 1982 ; KRAFFT, 1970, 1982 ; KRAFFT & ROLAND, 1980 ; LEBORGNE, 1981 ; ROLAND, 1984 ; TIETJEN & ROVNER, 1982). Dans nos exemples, ce rôle s'exprime dans le cadre du partage de l'espace, entre individus de même sexe appartenant à des espèces «solitaires».

D'une façon générale, le positionnement dépend d'un ensemble de facteurs ; facteur phylogénétique «imposant» à l'animal la recherche de conditions particulières, facteurs du milieu (physiques, climatiques, faunistiques...) répondant ou non aux besoins de l'animal, facteur «congénère» lié aux interactions entre les individus au sein d'une population. L'ensemble des réponses individuelles à ces facteurs, aboutissent à la mise en place de différents types de structures de population en fonction des espèces ou des habitats.

Remerciements

Ces recherches sont soutenues par le C.N.R.S., dans le cadre des R.C.P. n° 080723 et n° 080645 et par la Direction de la Recherche (Ministère de l'Éducation nationale).

BIBLIOGRAPHIE

- BURGESS (J.W.), UETZ (G.W.), 1982 — Social spacing in spiders. In «Spider communication, mechanisms and ecological significance», P.N. WITT and J.S. ROVNER (Ed.), Princeton University Press, 318-351.
- BURSKIRK (R.E.), 1975. — Aggressive display and orb defence in a colonial spider, *Metabus gravidus*. *Anim. Behav.* 23, 560-567.
- CAMPBELL (D.J.), CLARK (D.J.), 1971. — Nearest neighbor tests of significance for non randomness in the spatial distribution of singing crickets (*Teleogryllus commodus*, Walker). *Anim. Behav.* 19, 750-756.
- CHEW (R.M.), 1961 — Ecology of the spiders in a desert community. *J. N.Y. Ent. Soc.*, 69, 5-41.
- CLARKE (P.J.), EVANS (F.J.), 1954 — Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology*, 35, 445-452.
- COLEBOURN (P.H.), 1974. — The influence of habitat structure on the distribution of *Ataneus shademarki* (Clerck). *J. Anim. Ecol.* 43, 401-410.
- DAVIES (N.B.), 1978. — Ecological questions about territorial behaviour. In «Behavioural Ecology, an evolutionary approach», Blackwell Scientific Publications. Oxford. 315-350.
- EBERHARD (W.G.), 1971. — The ecology of the web of *Uloborus diversus* (Araneae, Uloboridae). *Oecologia*, 6, 328-342.
- FARR (J.A.), 1977. — Social behavior of the golden silk spider, *Nephila clavipes* J. Arach. 4, 137-144.
- HALLANDER (E.), 1970. — Environments of the wolf spiders *Pardosa chelata* (O.F. Miller) and *Pardosa pullata* (Clerck). *Ekol. Føl.* 18, 41-72.
- JACKSON (R.R.), 1982. — Comparative studies of *Dictyna* and *Mallos* (Araneae : Dictynidae) : IV Silk-mediated interaction. *Ins. Soc.*, 29, 1, 15-24.
- KRAFFT (B.), 1970. — Contribution à la biologie et à l'éthologie d'*Agelena consociata* (Denis) (Araignée sociale du Gabon). II. Etude expérimentale de certains phénomènes sociaux. *Biologica Gabonica*, 4, 307-369.
- KRAFFT (B.), 1979. — Organisation et évolution des sociétés d'Araignées. *J. Psychol.*, 1, 23-51.

- KRAFFT (B.), 1982. — The significance and complexity of communication in spiders. In «Spider communication, mechanisms and ecological significance», WITT, P.N. and ROVNER, J.S. (Ed.). Princeton University Press, 15-66.
- KRAFFT (B.), ROLAND (C.), 1980. — Quelques remarques au sujet de la communication chimique chez les Araignées. C.R. Veine Colloque d'Arachnologie d'expression Française (Barcelone) IX, 129-135.
- LEBORGNE (R.), 1981. — Soie et communication chez les Araignées, le rapprochement des sexes. *Atti. Soc. Sci. Nat. Mem.*, 88 suppl., 132-142.
- LEBORGNE (R.), PASQUET (A.), 1984. — Répartition des individus d'une population de *Zygiella x-notata* (Clerck), influence sur la taille de la toile. C.R. IX International Congress of Arachnology, Panama, 1983. (Sous presse).
- NORGAARD (A.), 1951. — On the ecology of two Lycosid spiders (*Pirata piraticus* and *Lycosa pullata*) from a Danish sphagnum bog. *Oikos*, 3, 1-21.
- PASQUET (A.), 1984 a. — Predatory site selection and adaptation of the trap in four orb-weaving spiders. *Biol. Behav.*, 9, 3-19.
- PASQUET (A.), 1984 b. — Répartition de deux espèces d'Araignées orbitèles, *Araneus marmoreus* (Clerck) et *A. diadematus* (Clerck) dans une prairie en friches. *Biol. Behav.*, 9, 321-331.
- PASQUET (A.), 1984 c. — Proies capturées et stratégies prédatrices chez deux espèces d'Araignées orbitèles *Araneus marmoreus*, et *Argiope bruennichi* (Araneae, Argiopidae). *Entomol. Exper. et Appl.*, 36, 177-184.
- PIELOU (E.C.), 1960. — A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *J. Ecol.*, 48, 575-584.
- RIECHERT (S.E.), 1976. — Web-site selection in the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Oikos*, 27, 311-315.
- RIECHERT (S.E.), 1978. — Games spiders play ; I Behavioral variability in territorial disputes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 135-162.
- RIECHERT (S.E.), 1979. — Games spiders play ; II. Resource assessment strategies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 6, 121-128.
- RIECHERT (S.E.), REEDER (W.G.), ALLEN (T.A.), 1973. — Pattern of spider distribution (*Agelenopsis aperta* Gertsch) in desert grassland, and recent lava bed, south central New Mexico. *J. Anim. Ecol.*, 42, 19-35.
- RIECHERT (S.E.), TRACY (C.R.), 1975. — Thermal balance and prey availability : bases for a model relating web-site characteristics to spider reproductive success. *Ecology*, 56, 265-284.
- ROLAND (C.), 1984. — Chemical signals bound to the silk in spider communication. *J. Arachnol.*, 11, 309-314.
- SCHAEFER (M.), 1978. — Some experiments on the regulation of population density in the spider *Florania bucculentia* (Araneida : Linyphidae). *Symp. Zool. Soc. London*, 42, 203-210.
- SCHOENER (T.N.), TOFT (A.), 1983. — Dispersion of a small island population of the spider *Metopeira datona* (Araneae, Araneidae) in relation to web-site availability. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12, 121-128.
- SMITH (D.R.R.), 1983. — Ecological costs and benefits of communal behavior in a presocial spider. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 13, 107-114.
- THOMPSON (H.R.), 1956. — Distribution of distance to nth neighbor in a population of randomly distributed individuals. *Ecology*, 37, 391-394.
- TIETJEN (W.J.), ROVNER (J.S.), 1982. — Chemical communication in Lycosids and other spiders. In «Spider communication, mechanisms and ecological significance», WITT, P.N. and ROVNER, J.S. (Ed.), Princeton University Press, 249-278.
- UETZ (W.G.), 1978. — Web placement, web structure and prey capture in orb-weaving spiders. *Bull. Br. Arachn. Soc.*, 4, 141-148.
- UETZ (W.G.), KANE (T.C.), STRATTON (G.E.), 1982. — Variation in the social grouping tendency of a communal web-building spider. *Science*, 217, 547-549.

RÉACTIONS DES POPULATIONS ANIMALES ET MICROBIENNES DU SOL A LA PRIVATION DES APPORTS ANNUELS DE LITIÈRE : EXEMPLE D'UNE RENDZINE FORESTIÈRE

par P. ARPIN, G. KILBERTUS*, J.F. PONGE
G. VANNIER, B. VERDIER

Équipe de recherche n° 204 du C.N.R.S., Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle,
4, avenue du Petit Château — 91800 BRUNOY
et * Laboratoire de Microbiologie, Université de Nancy I — 54037 NANCY

MOTS-CLÉS : Charnie sur Mull calcaire - Privation de litière
-Stress trophique - Stratégies adaptatives - Microflore - Collembola
-Nematoda - Atmosphère du sol - Evolution de la flore

KEY-WORDS : Hornbeam on calcic Mull - Privation of the litter -
Trophic stress - Adaptive strategies - Microflora - Collembola -
Nematoda - Soil atmosphere - Modification of the flora

RÉSUMÉ

Les animaux du sol tirent la majorité de leurs ressources de la consommation de la litière, soit directement comme consommateur primaire, soit indirectement après transformation du substrat par les champignons et participent alors à la biodégradation de la matière organique en relation étroite avec la microflore bactérienne. On pourrait légitimement penser que la soustraction des apports annuels de litière au sol entraînera des désordres au sein des populations animales et microbiennes et donc reintera sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Le but de l'expérience menée pendant 5 ans dans une charnaie sur rendzine forestière (Mull calcaire) est de montrer comment les animaux et les microorganismes vont réagir et s'adapter à la nouvelle situation trophique. Les résultats doivent être considérés à deux niveaux complémentaires : tout d'abord, la suppression de la litière entraîne une régression spectaculaire et une disparition du tapis herbacé puis une reconquête du milieu par des plantes caractéristiques des friches nitrophiles.

Secondairement ce phénomène va retenir sur les populations animales et microbiennes : durant les deux premières années, augmentation numérique en surface et maintien en profondeur, puis régression des peuplements aux niveaux profonds (—10 cm), diminution des réserves potentielles énergétiques (bactéries liées aux agrégats), diminution de la cellulolyse et de la ligninolyse, décalage des périodes d'activités maximales (nématodes), disparition du cycle annuel régulier de succession des groupements trophiques (nématodes) et son remplacement par deux pics d'activité générale (Printemps-Automne), stimulation du développement des nématodes phytoparasites, remontée vers la surface de deux espèces vivant normalement en profondeur (collemboles et nématodes). L'analyse de l'atmosphère du sol à différents niveaux confirme ces résultats. Le rôle trophique prépondérant de la litière dans un tel type d'humus est reconsidéré au profit de la strate herbacée. Il est discuté, de même, de l'importance du type d'humus quelle que soit la végétation portée par le sol sur les populations animales et microbiennes.

SUMMARY

Response of animal and microbial populations to the privation of the annual deposit of the litter : example of a forest rendzina

Soil animals get the greater part of their resources from the litter consumption, either as primary consumers or indirectly after substrate transformation by fungi and are then participating in the biodegradation of the organic matter, in close relationship with bacteria. Legitimately, we could think that the privation for the soil of the annual deposit of the litter will induce disturbances to animal and microbial populations and will then affect the structure and the functioning of the ecosystem. The aim of the experiment we conducted during five years in a hornbeam forest on a calcareous Mull (Rendzina) is to show how animals and microorganisms react and fit on the new trophic situation. Results must be considered at two complementary levels: first, the litter privation induces a spectacular decrease and a disappearance of the herbaceous cover and after, the typical plants of the nitrophil follows recolonize the soil. Secondly, this phenomenon affects animal and microbial populations. We can observe :

1 — A numerical increase at the surface level accompanied by a conservation in deep layers during the first two years and after, a decrease in deep levels (—10 cm).

2 — A decrease of the energetic potential reserves (bacteria associated with aggregates)

3 — A decrease of the cellulolyse and the ligninolyse

4 — A disturbance of the maximal activity periods (nematoda), a disappearance of the annual cycle which regularly intervenes in the succession of the trophic groups and its replacement by two peaks of general activity (spring and Autumn)

5 — Increase of the abundance of phytoparasit nematoda and motions from bottom to top of two species ordinarily dwelling in the depth (collembola and nematoda).

The analysis of the soil atmosphere at different levels is in accordance with these results. Finally, it seems that in the humus type we have studied, the trophic role of the litter must be denied in favour of the one of the herbaceous cover. Therefore, we discuss the importance of the humus type on animal and microbial populations whatever the vegetation growing upon the soil may be

INTRODUCTION

Dans un écosystème donné, les animaux du sol tirent la majorité de leurs ressources de la consommation de la litière (brindilles, feuilles, débris divers, inflorescences) :

- Directement, en tant que consommateur primaire ;
- Indirectement, après transformation du substrat par les champignons et participant alors à la biodégradation de la litière en relation étroite avec la microflore bactérienne.

En effet la litière, en provenance de la strate épigée peut être décomposée totalement sous l'action des champignons et des bactéries. Mais elle peut aussi au préalable être fragmentée par la microflore et des produits de digestion (pelotes fécales) pourront à leur tour servir de nourriture à d'autres catégories d'organismes. Il est nécessaire d'insister sur le fait que la fragmentation n'est pas l'unique rôle joué par les animaux du sol mais ne représente que l'aspect primaire des relations trophiques, et que d'autre part les pelotes fécales sont des produits ayant subi d'importantes transformations (modifications organiques et minérales du substrat initial, enrobage de mucus, présence de feuillettes d'argile, modifications physiologiques, qualitatives et quantitatives des microorganismes etc...). Il faut insister sur le rôle vecteur très important joué par les animaux du sol permettant une colonisation plus rapide du substrat par les microorganismes et une amplification de leur action (KILBERTUS *et al.* 1981; ARPIN *et al.* 1981; PONGE *et al.* 1981; CHARPENTIER, 1981). L'ensemble de ces réactions successives de synthèse et de dégradation aboutissent à une minéralisation totale de la matière organique (plus ou moins rapidement effectuée selon les types de sol) et les nouvelles substances ainsi formées vont, avec les produits de la photosynthèse, permettre le développement des plantes nécessaires au maintien de la vie sur terre.

Le sol apparaît donc comme la composante principale par laquelle transistent obligatoirement tous les cycles biogéochimiques. Sa formation, son maintien et son évolution sont le fruit d'un travail incessant conjointement mené par la microflore et la microfaune ; sa structure est aussi fonction de la nature de la roche mère et de la végétation présente. Cette petite couche humifère qui ne dépasse guère 20 cm est un système énergétique vivant avec tout son cortège d'interactions possibles (symbiose, compétition, parasitisme) à tous les niveaux trophiques.

On pourrait penser que la soustraction des apports annuels de litière au sol entraînera des désordres au sein des populations animales et microbiennes, donc sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème et sera un des moyens d'investigation pour une meilleure connaissance de la place, du rôle et des relations trophiques entre les espèces peuplant le sol et impliquées dans la biodégradation de la matière organique. C'est le but de l'expérience qui a été menée pendant cinq années dans une rendzine forestière.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les parcelles d'étude sont situées dans le parc du laboratoire d'Ecologie Générale de BRUNOY. Il s'agit d'une Chênaie-Charmaie typique développée sur Mull calcaire (pH 8,5 ; $N \approx 10-12$) : la strate arborescente est dominée par le charme (*Carpinus betulus*) et la strate herbacée forme un tapis continu de Mercuriales (*Mercurialis perennis*) recouvrant un réseau dense de lierre (*Hedera helix*). On trouvera tout renseignement complémentaire, floristique, climatique ou pédologique en VANNIER (1970).

Les deux aires de prélèvements (10×8 m) ont été définitivement implantées après avoir vérifié leur identité tant du point de vue phytosociologique que zoologique et microbien. La parcelle expérimentale (Fig. 1) est recouverte par des paniers amovibles, récupérateurs de litière, et maintenus à 1,80 m de la surface du sol par une structure métallique ; elle est entourée d'un filet en plastique empêchant les apports

latéraux de feuilles sur le sol. La parcelle témoin est simplement figurée par un grillage de jardin.

La température, l'hygrométrie de l'air et la pluviosité sont relevées toutes les semaines sur chaque parcelle. Quatre niveaux édaphiques sont prospectés bimestriellement dans chaque aire : 0-1 cm - 1-3,5 cm ; 3,5-6 cm ; 6-8,5 cm. Chaque prélèvement est composé de trois carottages à la sonde pédologique (diamètre 5 cm) et sera utilisé pour : Extraction par voie sèche des microarthropodes Collembolles, extraction par voie humide des Nématodes, suspension-dilution de la microflore, mesures des humidités actuelles et analyse de l'atmosphère du sol par le «Scholander 0,5 cc gaz analyser» (SCHOLANDER, 1947) selon la technique de prélèvement décrite par VERDIER (1975). En microbiologie les ultrasons ont été utilisés selon la méthode décrite par SCHWARTZ (1981) et KILBERTUS *et al.* (1982). Pour la technique des pièges, 1 g. de matériel (cellulose ou sciure de hêtre lavée) est déposé dans des cylindres plastiques (diamètre 5 cm, hauteur 2 cm) fermés aux deux extrémités par de la toile à bluter à mailles de 72 μ m de diamètre : 5 pièges de chaque catégorie sont utilisés aux différents prélèvements. L'activité lipolytique a été mesurée selon la technique décrite par MOUREY (1979). Pour la microscopie électronique à transmission, après fixation (RYTER et KELLENBERGER, 1958) les échantillons de sol sont déshydratés à l'éthanol, puis inclus dans l'épon, les coupes fines obtenues étant contrastées au citrate de plomb (REYNOLDS, 1963). Les deux aires d'étude sont divisées en quadrats de 1 m², tirés au sort, à chaque prélèvement à l'aide d'une table de nombre casualisés (c'est dans le même quadrat que sont réalisés l'ensemble des prélèvements tous les deux mois) : ce protocole a été utilisé pour déceler éventuellement l'influence sur la composition faunistique d'un gradient (hydrique, etc...), non perçu au départ et qui viendrait perturber la comparaison entre les deux stations. L'expérience de rétention de litière a débuté en novembre 1976 et s'est poursuivie jusqu'au début de l'année 1981.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I — INCIDENCES GÉNÉRALES DU PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL SUR LE SITE ÉTUDIÉ

A — INCIDENCES PHYSIQUES

1) Coefficient d'ombrage : la pose de paniers récupérateurs de litière pourrait entraîner des modifications sensibles de la densité ou de la composition de la strate herbacée en interceptant la lumière solaire. La mesure de l'intensité lumineuse en différents points dans chaque station ne révèle pas d'opposition majeure entre les deux sites étudiés.

— Au sol, le rayonnement direct mesuré est plus important dans la station expérimentale (562 Lux contre 210).

— A 40 cm il est légèrement supérieur pour la station témoin (2.630 Lux contre 2.182).

— A 1 m il y a déficit de rayonnement direct dans la station expérimentale (10.500 Lux contre 17.000) mais le rayonnement indirect (cellule tournée vers le sol) est supérieur (2.200 Lux contre 1.200).

2) Humidités actuelles et pF du sol : les valeurs de l'humidité correspondant aux pF 2,5 — 3,5 et 4,2 (valeurs caractéristiques utilisées dans nos régions) sont relativement stables au cours des saisons. D'autre part, si la capacité de



Parcelle témoin: 80 m^2



Parcelle expérimentale: 80 m^2 , avec les récupérateurs de litière

TABLEAU I

*Humidités actuelles du sol et leur écart-type
correspondant à trois niveaux de l'énergie de liaison eau-sol*

	STATION TÉMOIN			STATION ESSAI		
Horizons	Humidité % à pF 2,5	Humidité % à pF 3,5	Humidité % à pF 4,2	Humidité % à pF 2,5	Humidité % à pF 3,5	Humidité % à pF 4,2
0-1 cm	36,68 (3,54)	30,95 (3,91)	25,67 (3,07)	42,36 (2,39)	35,41 (3,05)	29,35 (4,92)
-1-3,5 cm	32,31 (2,30)	27,45 (0,99)	22,47 (1,68)	34,70 (2,22)	28,00 (4,13)	24,56 (1,79)
-3,5-6 cm	29,28 (1,94)	24,42 (1,56)	19,53 (1,68)	30,98 (3,23)	24,52 (2,16)	20,09 (2,69)
-6-8,5 cm	27,14 (3,65)	21,64 (3,09)	16,91 (2,29)	28,30 (3,90)	21,72 (3,33)	16,32 (3,01)

rétenion hydrique du sol de la station expérimentale est plus importante que celle du témoin (tableau I) le degré de siccité du sol a la même importance pour les animaux de l'une ou l'autre station. Au cours des quatre années d'étude l'évolution hydrique saisonnière est tout à fait comparable dans les deux parcelles : on y distingue un maximum printanier (mars) et un minimum post-estival (juillet-septembre) ; le pF 4,2 a été atteint une seule fois, en 1979, pour tous les niveaux sur les deux stations.

B — INCIDENCES BIOLOGIQUES

1) **Estimation de la production de litière** : Les paniers récupérateurs ont permis d'estimer la production de litière déroulée de la station expérimentale ; les valeurs se situent entre 3,5 et 4 t/ha/an. La chute de litière, irrégulière au cours d'un cycle annuel suit cependant une distribution reproductible chaque année (Automne et fin du printemps) avec un maximum automnal et se compose de : 65 % de feuilles et 19 % de fruits (automne), 14,6 % de brindilles et 0,4 % d'inflorescences mâles (juin). Ces valeurs sont tout à fait conformes aux productions annoncées par les botanistes pour les forêts tempérées feuillues (BRAY et GORHAM, 1964). Depuis le début de l'expérience de rétention de litière les communautés animales et microbiennes du sol de la station expérimentale ont été privées de 110 kg de litière (13,7 t/ha). Ce chiffre, certes important, doit être complété par une autre notion tout aussi capitale au loi de succession microbienne au cours de la biodégradation (KILBERTUS et REISINGER, 1975 ; OLAH *et al.*, 1978) et vérifiée ici par PROTH (1978) : l'attaque microbienne commence déjà dans la phyllosphère avec la présence de nombreuses levures puis des champignons filamenteux ; la litière qui arrive au sol a gardé sa structure de matériel végétal mais la feuille est en réalité une véritable outre à champignons qui, après épuisement des sources trophiques, seront attaqués et décomposés par les bactéries. C'est donc 110 kg de matériel végétal déjà transformé qui

sera soustrait de la station expérimentale. La valeur énergétique moyenne sans les cendres des feuilles de charmes est de $4,4912 \pm 0,185$ cal/mg (mesures effectuées à l'aide de la bombe calorimétrique Phillipson), on peut donc estimer à $494,10^3$ Kcal la perte énergétique du système, soit l'équivalent de 5 t.e.p./ha = 6.000 l de fuel = 15 t. charbon).

2) **Pluviométrie** : Les relevés pluviométriques attestent que les récupérateurs de litière ne sont responsables d'aucune privation en eau de pluie. Durant la période d'étude les quantités recueillies sont de 2.000 mm pour la zone témoin et 1.946 mm pour la zone expérimentale, soit un rapport de E/T de 0,97. Cela veut dire aussi qu'il existera toujours pour la station expérimentale une source de matière organique, sous forme de pluviosissivats, égale à celle de la station témoin.

II — MODIFICATIONS DE LA STRATE HERBACÉE

L'évènement le plus spectaculaire réside principalement dans les modifications qui se sont manifestées au niveau du tapis végétal. Dès la fin 1977 les Mercuriales sont devenues très éparées alors qu'elles formaient un tapis dense et continu ; en 1978 et 1979 elles ont pratiquement disparu de la station expérimentale. Il en est de même du Lierre dont la disparition est subitement intervenue au cours de l'hiver 77/78 vraisemblablement par le fait qu'il n'était plus protégé contre le gel par la couverture de litière. Au cours de l'année 1980, le sol dénudé de la station expérimentale a été recouvert par endroits de mousse puis progressivement sont apparues des plantes caractéristiques des hautes friches nitrophiles ou de l'ormaie rudérale (Ronce, Bardane, diverses Ombellifères, etc...), de sorte qu'en 1981 une nouvelle végétation luxuriante peuplait la station expérimentale. Il faut souligner que ce processus évolut vers un paysage phytosociologique totalement différent des observations du départ a été accéléré en juin 1980 par un élagage de quelques charmes rendu obligatoire par un risque de détérioration de la structure métallique

supportant les paniers récupérateurs de litière. Cette modification importante et imprévisible de la strate herbacée est probablement la conséquence de l'accroissement de l'éclaircissement au sol par manque de litière ; elle va alors, dans une certaine mesure, conditionner secondairement l'évolution des populations animales et microbiennes.

III — MODIFICATIONS MICROBIOLOGIQUES

A — ÉVOLUTION QUANTITATIVE

1) Microflore totale (fig. 2) : Afin d'éliminer les interférences possibles seuls ont été retenus les niveaux 1 (0-1,5 cm) et 4 (-6-8,5 cm). En surface la suppression de litière exerce durant la seconde année d'étude (1978) un effet stimulant sur la microflore tellurique. À partir de novembre 1978, les rapports s'inversent et jusqu'à la fin de l'étude le nombre de germes sera toujours plus important dans la station témoin. En profondeur, et jusqu'au mois de mai 1978, on note une quantité voisine de germes dans les deux stations, puis on observe une diminution progressive et constante du nombre de bactéries dans la station expérimentale de telle sorte que l'écart entre les deux parcelles devient fort notable dès la fin de l'année 1978.

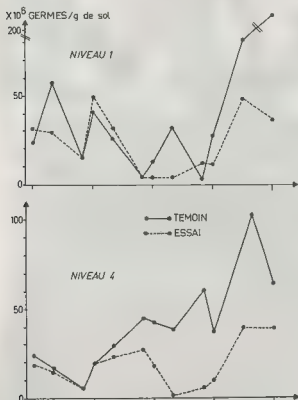


FIG. 2. — Evolution de la microflore totale obtenue sans sonication (1977-1981). Seules les valeurs obtenues en janvier, mai et novembre ont été retenues pour l'établissement de cette courbe.

Au cours de la première période, la disparition plus ou moins complète de la strate herbacée et en particulier de son réseau souterrain (racines, rhizomes) met à la disposition de la microflore tellurique une quantité supplémentaire de matières organiques. Cette observation peut expliquer le

maintien (niveau 4) ou l'augmentation (niveau 1) du nombre de germes dans la parcelle expérimentale. Au contraire, au cours de la seconde période (1979-1981), la privation des apports annuels de litière se manifeste par un effet dépressif sur les microorganismes du sol sous-jacent sans cependant provoquer leur disparition. Un nouvel équilibre s'est créé qui tient compte des ressources encore disponibles (en particulier celles apportées par les pluviocollants).

2) Microflore intra et extra-agrégats (fig. 3) : De taille variable les agrégats représentent dans la majorité des cas les unités constitutives du sol. D'origine microbienne (SELINO *et al.*, 1978) ils constituent les complexes organo-minéraux en associant les matières minérales (argiles, oxydes métalliques) aux composés humiques et polysaccharidiques. Différentes études sur leur formation, leur constitution et leur évolution dans les sols (KILBERTUS *et al.*, 1977 ; EL BALKI *et al.*, 1978 ; PROTH, 1978) permettent de considérer ces agrégats comme de véritables réserves énergétiques potentielles (ARPIN *et al.*, 1980). Dès 1976 plusieurs auteurs envisagent l'utilisation des ultrasons pour la dislocation des agrégats soit pour des recherches qualitatives (HATTORI, 1976 ; BALKWILL *et al.*, 1977), soit pour une meilleure évaluation de la biomasse bactérienne (SKINNER, 1976 ; SCHWARTZ, 1981 ; KILBERTUS *et al.*, 1982 ; KILBERTUS, 1983).

Dans la station témoin, la microflore totale du niveau 1 obtenue après sonication est relativement stable entre 800 et 1.000×10^6 germes/g de sol séché à 105°C durant la période d'étude. La courbe obtenue sans les ultra-sons est très irrégulière et ne dépasse pas 300×10^6 germes/g. De ce fait le rapport $Mt_0/MA (t_x-t_0)$ (Mt_0 = microflore obtenue sans sonication ; $MA (t_x-t_0)$ = microflore obtenue après un temps de sonication t_x-t_0), toujours nettement inférieur à 1, atteste qu'une quantité importante de microorganismes est immobilisée à l'intérieur des agrégats et n'a pas la possibilité de répondre directement à un stimulus externe. Les courbes obtenues pour le niveau 4 montrent une irrégularité plus importante avec sonication (entre 180 et 650 germes/g) par rapport au niveau 1 et la microflore du niveau 4 est moins importante. On peut penser que les différences entre les deux niveaux sont étroitement liées à la présence de la litière et des sous-produits de sa dégradation au niveau 1.

Dans la station expérimentale les courbes sont comparables dans les deux niveaux et le nombre de germes est toujours inférieur, en l'absence de sonication, à celui relevé dans la station témoin. Les amplitudes de variation sont importantes et le rapport $Mt_0/MA (t_x-t_0)$ est souvent voisin de 1. Ainsi le nombre de germes contenus à l'intérieur des agrégats est nettement moins grand dans la station expérimentale. D'autre part, ce nombre est voisin dans les deux niveaux Essai 1 et Essai 4 ainsi que dans le niveau T4 de la station témoin : en effet les courbes obtenues ont un aspect similaire et la quantité de microorganismes contenue et protégée par les éléments organiques ou minéraux varie souvent dans le même sens. En d'autres termes, le niveau Essai 1 où la litière a été supprimée tend à se comporter comme le niveau Témoin 4 où l'influence de la couverture végétale morte ne se fait que peu sentir. Si l'on calcule l'indice d'activité biologique (KILBERTUS *et al.*, 1982), $A/A + I$ (A = nombre de germes extra-agrégats et I = nombre de germes intra-agrégats) on trouve :

$$T_1 = 30 \%, T_4 = 50,2 \% \rightarrow E_1 = 58 \%, E_4 = 52 \%$$

La diminution sensible des réserves énergétiques potentielles dans la station expérimentale est également confirmée par les résultats obtenus en microscopie électronique à transmission. Dans le sol de la station témoin, les germes à l'intérieur des agrégats sont le plus souvent regroupés en colonies. Ils sont englobés dans du mûilage à la surface duquel s'adsorbent des feuillets d'argile (fig. 4 A et B). Dans le sol de la



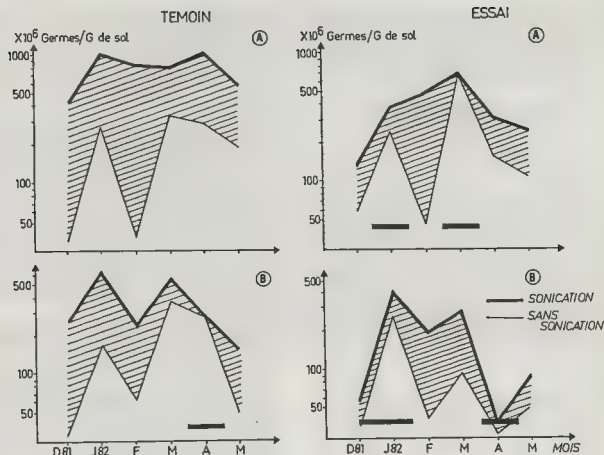


FIG. 3. — Microflore intra et extra-agrégats dans les stations Témoin et Essai durant la période décembre 1981-mai 1982.

(A = niveau 1, B = niveau 4). La barre noire au-dessus de l'abscisse des temps indique que la microflore à l'intérieur de l'agrégat est peu importante et le rapport $M_{t0}/M_A(t_0-t_0)$ est voisin de 1. La partie hachurée correspond à la variation du nombre de germes contenus dans les agrégats.

station expérimentale les formations précédentes sont nettement moins nombreuses et les germes intra-agrégats sont le plus souvent isolés (Fig. 4 D) ou libres à l'extérieur de l'agrégat (Fig. 4 C).

B — ÉVOLUTION QUALITATIVE

L'évolution de la flore bactérienne est résumée dans le tableau II. La première partie du tableau concerne des procaryotes retrouvés fréquemment tout au long de l'étude dans les deux parcelles. La seconde partie est constituée de germes isolés épisodiquement dans l'une ou l'autre parcelle soit au début soit à la fin de l'expérience. Enfin la troisième partie regroupe les genres qui n'ont jamais été recensés dans la station expérimentale à l'exception de *Micromonospora* sp. La lecture du tableau permet de conclure, mis à part *Micromonospora* sp., que la suppression de litière n'a qu'une influence limitée sur les procaryotes saprophytes présents surtout à l'extérieur des agrégats; cette influence ne semble se limiter qu'à la quantité de germes présents comme l'ont prouvé les résultats précédents.

L'évolution de la mycoflore est résumée dans le tableau III. Bien que dans leur majorité les germes ne sont que peu affectés par la suppression de litière, on constate cependant dès 1980 l'apparition d'espèces propres à chaque station. En

effet, certains champignons épisodiques au départ de l'étude dans la station témoin (tableau III, 2) sont rencontrés régulièrement et uniquement dans ce biotope dès 1980. Il en est de même pour la parcelle expérimentale (Tableau III, 3).

C. ACTIVITÉS BIOLOGIQUES

1) **Cellulolyse et ligninolyse** : Les courbes de la figure 5, d'après les résultats d'ALBERTI (1982), montrent un phénomène identique pour les deux activités. Après un mois d'expérience dans la station témoin la cellulose présente une augmentation de poids (4 %) suivie d'une diminution régulière (5,8 % de pertes). Dans la station expérimentale ce gain de poids atteint 14 % et se maintient jusqu'au mois de mars. On assiste ensuite à une dégradation lente du matériel cellulosique (2 % de pertes). Pour la lignine les pertes sont nulles pour la station expérimentale et atteignent 14 % dans le témoin. On peut donc en déduire que les deux milieux ont une composition microbiologique différente et certainement de nature quantitative. KILBERTUS et SCHWARTZ (1981) ont obtenu des résultats similaires en Guyane Française (élimination du couvert forestier). Ils ont émis l'hypothèse d'une raréfaction des germes spécialisés sous l'effet de la suppression des apports végétaux, cette microflore se rétablissant progressivement par la suite au niveau des pièges. Les gains de poids s'expliquent difficilement; RADTKE (1979) a fait

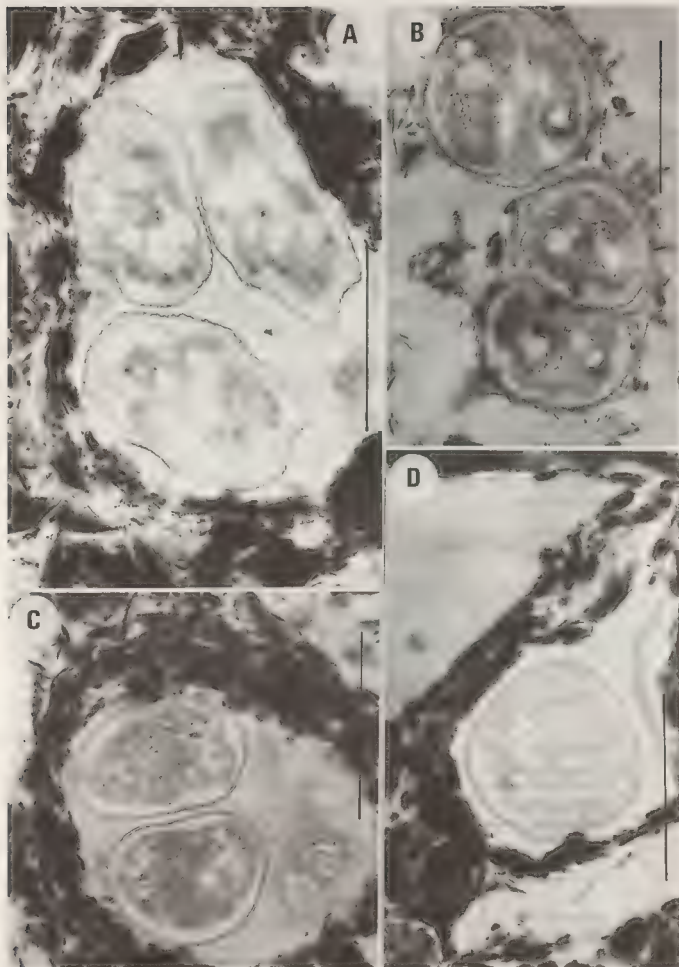


FIG 4. — Sol témoin (4 A et 4 C) mars 1982 : colonies bactériennes incluses dans du muilage recouvert d'argile. Formation intra-agrégats.

Sol expérimental, mars 1982 : Bactérie isolée, contenue dans un agrégat (4 D) et germes libres extra-agrégats (4 B). Les échelles correspondent à 1 µm

TABLEAU II
Évolution qualitative de la flore bactérienne

Bactéries	1977		1978		1979		1980		1982		
	T	E	T	E	T	E	T	E	T	E	
<i>Pseudomonas</i> sp.	+++	+++	+++	+++	+++	+	++	++	++	++	I
<i>Bacillus subtilis</i>	++	+++	—	++	+++	+	+	++	+	+	
<i>Cellulomonas</i> sp.	+	+++	++	—	+++	+	+	+	—	—	
<i>Arthrobacter</i> sp.	++	+	+	++	+	+	+	+	+	+	
<i>Bacillus cereus</i> var. <i>mycoides</i>	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	
<i>Xanthomonas</i> sp.	++	++	++	++	+	—	—	+	—	—	II
<i>Flavobacterium</i> sp.	+	—	—	+	+	+	+	—	+	+	
<i>Bacillus</i> sp.	+	—	—	—	—	+	+	+	+	+	
<i>Streptomyces</i> sp.	+	—	—	—	—	+	+	+	+	+	
<i>Micrococcus luteus</i>	—	+	+	—	—	+	+	+	+	+	
<i>Sarcina flava</i>	—	+	+	+	—	—	+	—	—	—	
<i>Alcaligenes</i> sp.	—	++	—	—	+	+	+	—	+	+	
<i>Corynebacterium</i> sp.	—	+	—	+	++	+	+	+	+	+	
<i>Serratia rubra</i>	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	
<i>Micrococcus roseus</i>	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+	
<i>Chromobacterium violaceum</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	III
<i>Rhizobium</i> sp.	+	—	—	+	—	—	—	+	—	—	
<i>Nocardia</i> sp.	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—	
<i>Micromonospora</i> sp.	++	+	—	+	—	++	—	++	—	—	

TABLEAU III
Évolution qualitative de la mycoflore

Champignons	1977		1978		1979		1980		1982		
	T	E	T	E	T	E	T	E	T	E	
<i>Botrytis cinerea</i>	+	—	—	—	—	—	++	+	—	—	I
<i>Acremonium</i> sp.	+	++	++	+	—	—	—	—	—	—	
<i>Penicillium frequentans</i>	—	+++	+++	++	+	+++	+	++	+	+	
<i>Penicillium luteum</i>	—	+	+	++	++	+	++	+	—	—	
<i>Cladosporium herbarum</i>	+	++	++	—	—	+	+	—	+	+	
<i>Alternaria tenuis</i>	—	+	++	—	+	+	++	+	+	+	
<i>Volutella ciliata</i>	+	+	++	—	—	+	—	+	+	+	
Mycélium blanc stérile	—	+++	+++	++	+	++	+	+	++	++	
<i>Phoma</i> sp.	—	++	++	—	+	+	+	+	+	+	
<i>Trichoderma viride</i>	+	+	+	+	+	—	+++	+	++	++	
<i>Aspergillus</i> sp.	—	—	+	+	+	—	+	+	+	+	

TABLEAU III (suite)

Champignons	1977	1978		1979		1980		1982	
		T	E	T	E	T	E	T	E
<i>Chrysosporium pannorum</i>	+	-	-	-	-	++	-	+	-
<i>Aspergillus niger</i>	+	-	-	-	-	+++	-	+	-
<i>Fusarium roseum</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-
Mycélium brun stérile	-	+	-	+	-	+	+	+	-
<i>Penicillium albicans</i>	-	-	-	+	+	+	-	+	-
<i>Beauveria bassiana</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Pyrenochaeta spicifera</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-
Mycélium gris stérile	-	-	-	-	-	+	-	+	-

des observations analogues. STACHURSKY et ZIMKA (1976) ont émis l'hypothèse d'un accroissement de poids par oxydation non biologique de certaines substances à partir de l'oxygène atmosphérique

2) **Activité lipolytique** : Les résultats consignés dans le tableau IV montrent que la suppression de la litière entraîne une diminution importante de l'activité lipolytique dans la station expérimentale. Signalons d'autre part une juxtaposition intéressante de ces résultats avec les indices d'activité biologique calculés après les expériences de sonication : dans les deux cas les horizons E₁ et E₄ de la station expérimentale se comportent comme l'horizon T₄ de la parcelle témoin.

IV — MODIFICATIONS DE LA FAUNE NÉMATOLOGIQUE

Considéré dans son ensemble, le bilan général des quatre années de prospection fait état d'un nombre égal de nématodes récoltés dans les deux stations (204.000 vers pour le témoin et 207.000 pour l'essai) et d'une même richesse spécifique (40 espèces). Cependant, l'observation des récoltes par strates, l'analyse de l'évolution des groupements trophiques et des espèces principales dans le temps et dans l'espace, de même que l'étude des périodes d'activité maximale offrent une vue plus nuancée et plus précise des réactions des populations de nématodes à la suppression des apports de litière.

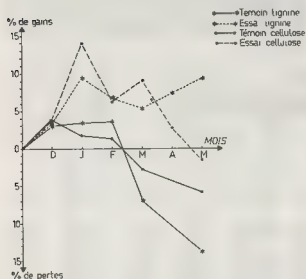


FIG. 5. — Gains et pertes de poids dans les papiers contenant de la cellulose pure (cellulolyse) ou de la sève de hêtre (ligninolyse) durant la période décembre 1981 — mars 1982, exprimés en % du poids sec.

TABLEAU IV

Activité lipolytique dans les deux stations. $\bar{X}$: moyenne de deux dosages. Les résultats sont exprimés en ml de soude 0,01N nécessaires pour neutraliser l'acidité apparue en dix minutes, pour 1 g de terre séchée à 105°C (D'après ALBERTI, 1982)

pH départ	Sols	$\bar{X}$	Résultat corrigé	% humidité	Résultat final
7,8	Témoin 1	1,1	0,99	4,86	1,04
7,9	Témoin 4	0,71	0,56	3,42	0,58
7,7	Essai 1	0,64	0,55	4,72	0,58
7,9	Essai 4	0,47	0,31	4,14	0,32

A — ÉVOLUTION QUANTITATIVE

Les figures 6 et 7 représentent l'évolution de la densité des nématodes récoltés par niveaux de prospection et par années dans les deux parcelles étudiées. Pour permettre une meilleure lisibilité du graphique les niveaux 1 (0-1 cm) et 2 (-1-3,5 cm) ont été regroupés sous le terme niveau de Surface, de même que les niveaux 3 (-3,5-6 cm) et 4 (-6-8,5 cm) sous le terme niveau de Profondeur (ceci se justifie par l'évolution presque semblable de ces strates entre elles).

En considérant les courbes de la population totale on peut noter une augmentation du nombre de nématodes dans la station expérimentale durant les deux premières années d'étude par rapport à la parcelle témoin alors que le sens de l'évolution est identique pour les deux parcelles. En réalité cette faible évolution positive est due au niveau de surface (+4,5 %) alors que l'on note une réduction des effectifs en profondeur (-5 %). L'évolution des groupements trophiques indique que chaque ensemble va réagir différemment. Ainsi les nématodes bactériophages subissent une réduction de leur densité principalement en profondeur (-14,5 %) alors que la perte de surface est faible (-3,5 %). Au contraire pour les nématodes mycophages on enregistre un gain en surface (+11 %) et une baisse du nombre en profondeur (-6

%). Le résultat le plus spectaculaire concerne l'évolution des nématodes phytoparasites où le gain en profondeur (+53 %) se manifeste dès le début de l'expérience de rétention de litière et semble gagner la surface au cours de la troisième année (+144 %). Tous les autres groupements trophiques présentent une réduction de leurs effectifs plus accentuée en profondeur (Microherbivores : -33 % et -46 % Nourriture variée : -19 % et -15 %. Prédateurs : -3 % et -23 %, respectivement en surface et en profondeur).

L'incidence majeure de la suppression de litière réside dans la raréfaction progressive du tapis herbacé. La littérature nématologique concernant les relations plantes Hôtes-nématodes montre des interactions complexes entre les sécrétions racinaires et les attaques de nématodes, les sucs excrétés par ces animaux et les stimulations de croissances racinaires, etc. Nous savons d'autre part qu'un végétal stressé, amoindri dans son métabolisme, résiste mal à l'action des parasites. Ceci peut expliquer l'augmentation des densités de nématodes phytoparasites d'abord dans les niveaux profonds, puis leur tendance à se développer en surface par diminution progressive du matériel nutritif. De la même façon on peut penser que le développement des champignons associés aux racines pourrissantes et servant de nourriture à de nombreux nématodes mycophages (surtout *Tylenchida*) a permis le maintien en profondeur et la croissance en surface de ces

TABLEAU V

Évolution de la densité annuelle des principales espèces de nématodes dans les deux stations (Résultats exprimés pour 600 gr. de sol sec).

NEMATODES	TÉMOIN				ESSAI			
	1977	1978	1979	1980	1977	1978	1979	1980
<i>Alaimus primitivus</i>	10414	12622	14078	17137	8127	11937	17767	15253
<i>Anaplectus granulatus</i>	3307	2655	5586	820	4673	2415	1702	1093
<i>Cephalobus persegnis</i>	3182	2947	3979	2008	3345	3910	3785	2327
<i>Eucephalus oxyuroides</i>	1181	2296	2690	1750	1701	2496	2514	751
<i>Rhabditus</i> sp.	1289	1300	265	502	700	657	489	186
<i>Plectus</i> sp.	380	0	0	1144	120	0	0	689
<i>Aglenchus agricola</i>	17142	14842	19948	16294	17255	18547	19773	19756
<i>Aphelenchoides saprophilus</i>	960	1369	2520	762	888	457	1439	525
<i>Aphelenchus avenae</i>	518	275	2011	1061	961	698	955	1567
<i>Enchodorea microdora</i>	1005	1116	395	922	667	353	167	231
<i>Paratylenchus</i> gr. <i>curvatus</i>	234	291	713	806	176	52	291	399
<i>Helicotylenchus pseudorobustus</i>	225	567	1103	54	1230	3517	7488	2829
<i>Criconeimoides macrodorus</i>	100	51	186	262	59	108	31	59
<i>Diphterophora communis</i>	153	427	351	271	195	157	149	184
<i>Longidorus macrosoma</i>	209	216	217	378	88	207	360	291
<i>Monhystera</i> sp.	497	581	586	993	708	307	461	222
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	597	108	289	108	652	36	73	79
<i>Tylencholaimus mirabilis</i>	657	184	633	362	269	252	200	203
<i>Trypila monohystera</i>	0	254	614	383	0	341	118	233
<i>Mononchida</i>	243	209	339	74	428	227	390	177

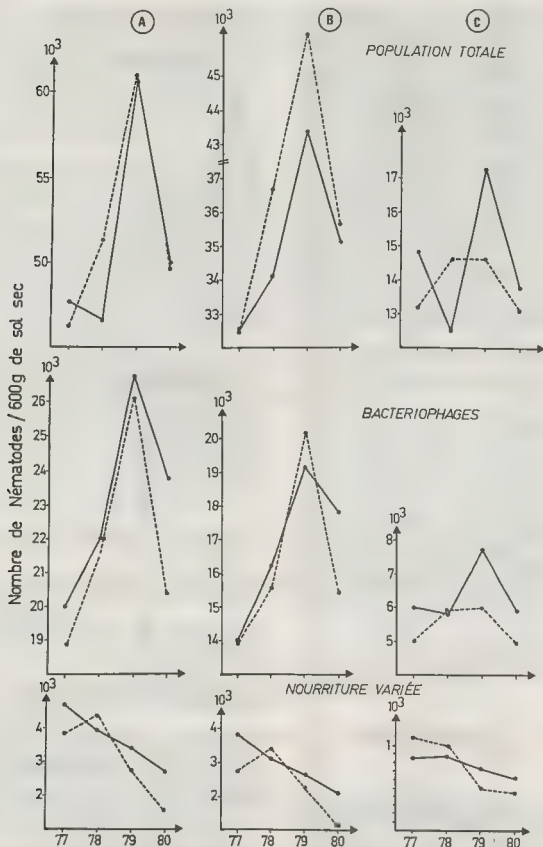
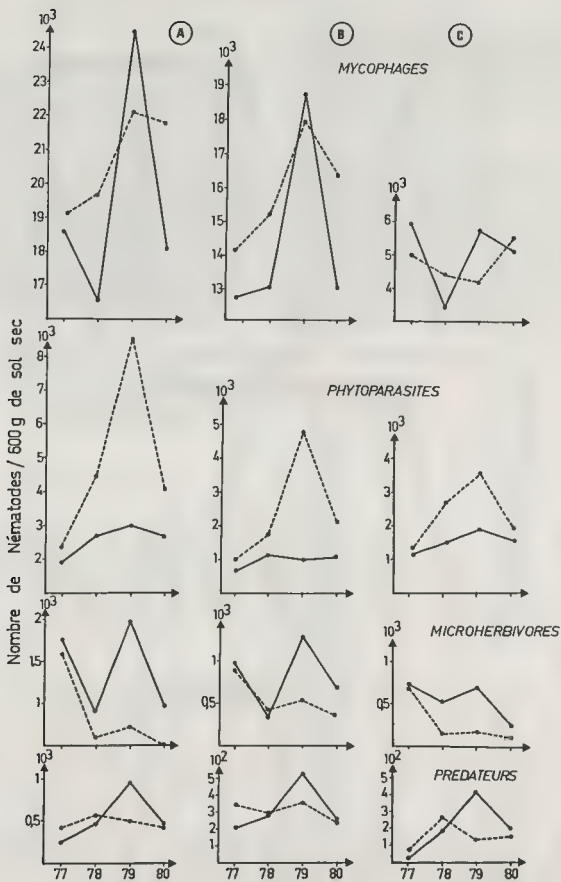


FIG 6 et 7 - Evolution de la densité annuelle des nématodes par niveau de prospection et selon les groupements trophiques dans les deux parcelles (— stat. on témoin, - - - - station essai). A - Evolution de la population, B - Evolution de la population de surface, C - Evolution de la population de profondeur.



animaux. D'une manière générale les figures 6 et 7 permettent de constater que pour chaque ensemble trophique le sens d'évolution des densités est sensiblement le même dans les 2 parcelles. Cela permet de préciser que l'effet de privation de litière se manifeste en deux temps : durant la période 1977-1978 il y a maintien en profondeur et augmentation en surface des populations de nématodes ; au cours de la période 1979-1980 la réduction des effectifs est surtout sensible en profondeur. Comme on l'a vu plus haut, les nématodes phytoparasites font exception à ce schéma par leur développement explosif dès le début de l'expérience.

En fait, parmi les espèces entrant dans la composition des groupes trophiques, certaines ont un comportement différent de la majorité du groupe. On a résumé dans le tableau V les valeurs des densités des principales espèces récoltées dans les deux stations. On peut ainsi voir que parmi les nématodes bactériophages, *Cephalobus persegnis* est la seule espèce dont l'effectif s'est sensiblement accru (+ 10 %) dans la station expérimentale. Il s'agit là d'un animal se développant particulièrement en brochant les tissus végétaux en décomposition très avancée et la relation entre l'augmentation des ressources énergétiques par les racines pourrissantes des végétaux stressés et l'augmentation de la densité de cette espèce est fort plausible. De même peut-on noter parmi les nématodes mycophages un développement de *Aglencus agricola* (+ 10,5 %) et *Aphelenchus avenae* (+ 8 %) alors que *Aphelenchoides saprophilus* régresse (— 41 %).

Avec les nématodes phytoparasites on assiste à une nette diminution des populations de *Longidorus macrostoma* (— 7 %), *Enchodorea microdora* (— 59 %), *Cricemoides macrodorus* (— 57 %) et *Paratylenchus* groupe *Curvatus* (— 55 %), largement compensée par l'explosion démographique de *Helicotylenchus pseudorobustus* (+ 670 %). D'autre part, toutes les espèces de phytoparasites qui se localisent principalement dans les niveaux inférieurs du sol ont tendance, dans la station expérimentale, à se développer dans les niveaux supérieurs. Ce phénomène est particulièrement sensible chez *Helicotylenchus* (fig. 11). Enfin chez les nématodes prédateurs, on notera un comportement inverse entre les *Trypidae* (— 45 %) et les *Monanchida* (+ 41 %).

B — ÉVOLUTION DES PÉRIODES D'ACTIVITÉ MAXIMALE

En comparant (fig. 8) l'évolution annuelle des populations de nématodes durant l'expérience dans les deux stations, on remarque deux points :

1 — Quelle que soit la station les courbes présentent dans l'ensemble deux pics de densité maximale, l'un au printemps et l'autre en automne (le pic automnal semble plus important dans l'essai et le pic printanier l'est pour le témoin).

2 — Alors qu'au cours de l'année 1977 les deux évolutions sont synchrones, dès le début 1978 un décalage apparaît dans les périodes d'activité maximale entre station expérimentale et station témoin.

Ce décalage et cette discordance s'observent parfaitement pour la population totale et dans l'ensemble des groupements trophiques (fig. 9). On vérifiera notamment l'intensité plus grande du pic printanier dans la station témoin et surtout la présence de vagues successives d'activité maximale selon un cycle régulier et bien reproductible tous les ans : le premier pic d'activité quoique d'intensité relativement faible, s'observe au début de l'automne (septembre-octobre) ; il se rapporte aux nématodes mycophages qui sont les premiers à envahir les litières qui tombent, puis ils cèdent la place (novembre) aux nématodes bactériophages et aux prédateurs

(dont on notera une nouvelle fois le synchronisme de courbes — ARPIN, 1980) auxquels sont associés les nématodes microherbivores et ceux à nourriture variée ; l'hiver permet le développement intense des nématodes phytoparasites (janvier) puis tout recommence d'une manière identique au début du printemps avec les vagues des mycophages (mars), puis bactériophages etc... (mai) et une petite période d'activité estivale pour les phytoparasites (juillet). Au contraire, dans la station expérimentale le pic de densité maximale se situe en automne et sans aucune exception tous les groupements trophiques (et la majorité des espèces) présentent une activité régulièrement intense à la même période. En d'autres termes les successions de populations mises en évidence dans la station témoin ne s'observent plus dans la station expérimentale : si ces cycles existent ils doivent se faire sur une période très courte car tout se passe comme si les animaux réagissent rapidement et en même temps (surtout en automne et à un degré plus faible au printemps) à l'apport de la moindre source trophique permettant une reprise de l'activité biologique. Cet apport est vraisemblablement réalisé par les pluviocolluvats mais aussi par les lombrics qui n'ont jamais cessé leur activité dans la station expérimentale si l'on en juge par la présence de nombreux turricules apparaissant à l'automne et au printemps. Précisons toutefois que les turricules frais ne semblent pas spécialement stimulants pour la nématofaune ; une analyse ponctuelle effectuée en mars 1979 montre qu'il y a moins de nématodes dans les turricules frais que dans le sol environnant :

Niveau 1 Témoin : 3.827 Vers/100 g. sol — Turricules T : 1.056 Vers/100 g

Niveau 1 Essai : 4.160 Vers/100 g. sol — Turricules E : 1.657 Vers/100 g.

On a démontré par ailleurs (MALOCHET, 1979) que les fèces exercent une attraction sur les nématodes mais que l'installation puis la colonisation d'un substrat sont conditionnées par un jeu d'interactions bactériennes et le temps d'invasion est d'autant plus long (et la densité d'autant plus faible) que le substrat est riche en bactéries. Une telle relation avec l'activité des lombrics nous paraît tout à fait plausible étant donné la présence de polysaccharides (mucus) et de bactéries dans les turricules. Par contre, la densité plus élevée de vers dans les turricules de la station expérimentale pourrait s'expliquer par une réaction plus rapide des nématodes à l'apport trophique mais aussi au fait que ces turricules présentent un rapport C/N plus faible que dans le témoin, donc une mise à disposition d'une matière plus décomposée et plus facilement accessible aux nématodes, comme le montre l'analyse du carbone et de l'azote organiques (C et N exprimés en % du poids sec de matière)

Turricules Témoin — C = 123,1 - N = 6,66 - C/N = 18,5

Turricules Essai — C = 96,6 - N = 6,53 - C/N = 14,8

Bien sûr ces résultats doivent être regardés avec prudence car il s'agit d'une analyse ponctuelle qui ne peut servir que d'information.

V — MODIFICATIONS DE LA FAUNE DES COLLEMBOLLES

Comme pour les populations nématologiques il est difficile globalement de définir l'impact de la privation de litière sur les Collembolles édaphiques. Cependant la lecture du tableau VI où sont répertoriées les espèces de Collembolles avec leurs densités par année pour chaque station appelle quelques commentaires à la fois d'ordre quantitatif et qualitatif.

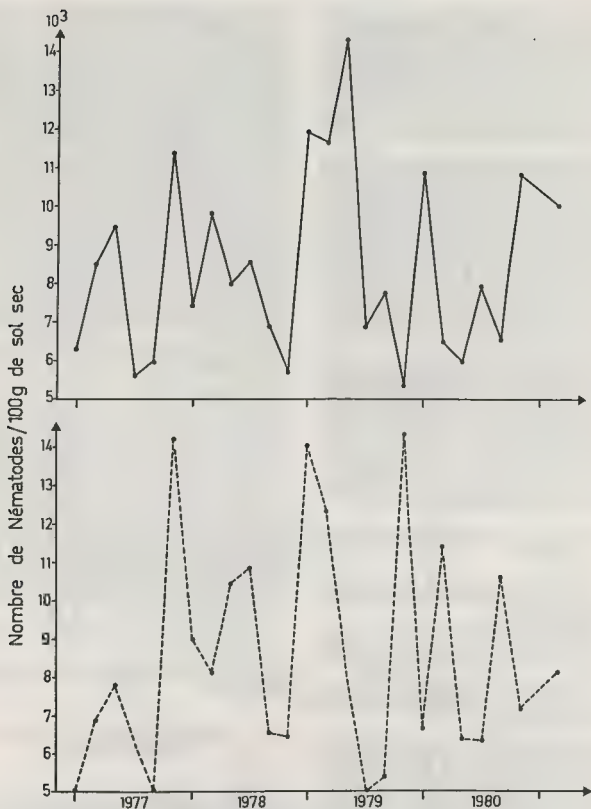


FIG 8. — Evolution de la densité des populations nématologiques (1977-1981) pour l'ensemble des prélèvements dans les deux stations (en trait plein, station témoin ; en pointillés station expérimentale).

TABLEAU VI

Liste des espèces de Collemboles rencontrées dans les deux stations "témoin" et "essai" au cours des 4 années d'échantillonnage, les effectifs étant totalisés par année. Les espèces sont classées dans l'ordre des abondances globales décroissantes (seules figurent les espèces présentant au moins 10 individus sur l'ensemble des relevés)

COLLEMBOLÉS ESPÈCES	TÉMOIN				ESSAI			
	1977	1978	1979	1980	1977	1978	1979	1980
<i>Isotomiella minor</i>	894	1262	995	530	1243	1464	725	685
<i>Folsomia manolachei</i>	169	518	395	316	454	489	262	286
<i>Friesea truncata</i>	167	145	369	363	39	125	84	47
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	139	228	319	130	161	142	144	31
<i>Pseudosinella alba</i>	226	198	220	179	176	72	82	44
<i>Kalaphorura burmeisteri</i>	77	88	184	191	91	40	68	139
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	113	102	317	146	76	52	43	24
<i>Paratullbergia callipygos</i>	54	123	156	97	104	105	138	57
<i>Megalothorax minimus</i>	98	157	121	85	73	112	111	24
<i>Stenaphorura denisi</i>	16	54	59	10	66	107	241	66
<i>Parisotoma notabilis</i>	87	56	90	41	207	58	35	32
<i>Folsomia penicula</i>	116	120	122	73	—	19	17	—
<i>Mesaphorura sylvatica</i>	34	46	26	51	59	17	26	18
<i>Sminthurinus aureus</i>	20	16	22	28	29	33	69	30
<i>Onychiurus jubilaris</i>	16	28	13	11	39	47	32	21
<i>Onychiurus pseudogranulosus</i>	8	17	80	42	35	—	—	—
<i>WankelHELLA ponge</i>	14	3	21	8	57	23	38	4
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>	22	16	28	50	14	17	9	7
<i>Mesaphorura italica</i>	9	56	13	25	3	8	9	—
<i>Anurida sensillata</i>	27	21	5	20	15	10	4	8
<i>Heteromurus nitidus</i>	19	12	14	8	25	12	8	—
<i>Mesaphorura betschii</i>	42	10	9	1	—	17	—	1
<i>Pseudachorutes parvulus</i>	16	1	33	2	19	2	3	—
<i>Heteromurus major</i>	11	11	19	—	22	7	1	—
<i>Orchesella cincta</i>	29	9	6	—	10	10	1	—
<i>Orchesella villosa</i>	1	10	3	2	9	13	20	4
<i>Tomocerus botanicus</i>	10	1	6	11	17	10	—	1
<i>Dicyrtoma fusca</i>	6	3	6	14	9	1	4	4
<i>Dicyrtomina minuta</i>	8	4	7	11	—	9	1	6
<i>Megalothorax incertus</i>	2	8	9	2	1	9	10	4
<i>Pseudosinella decipiens</i>	5	3	5	2	6	7	5	1
<i>Deuterosminthurus flavus</i>	2	3	9	11	1	2	—	5
<i>Monobella grasiei</i>	7	5	7	1	6	2	—	4
<i>Arrhopalates caecus</i>	6	6	7	—	1	3	3	3
<i>Tullbergiinae incertae sedis</i>	13	4	1	3	—	6	2	—
<i>Willemia buddenbrocki</i>	1	—	3	2	1	3	1	9
<i>Isotomurus palustris</i>	—	—	3	8	—	5	1	—
<i>Xenylla grisea</i>	5	1	—	8	2	—	—	—
<i>Vertagopus arboreus</i>	1	2	1	3	—	3	3	2
<i>Allacma fusca</i>	2	2	1	1	1	2	2	2
<i>Tomocerus minor</i>	—	—	9	5	—	—	—	—
<i>Sphaeridia pumilis</i>	—	2	1	3	3	5	—	—
<i>Folsomides parvulus</i>	1	—	3	—	—	—	2	6
<i>Neanura muscorum</i>	2	2	4	1	—	2	—	—

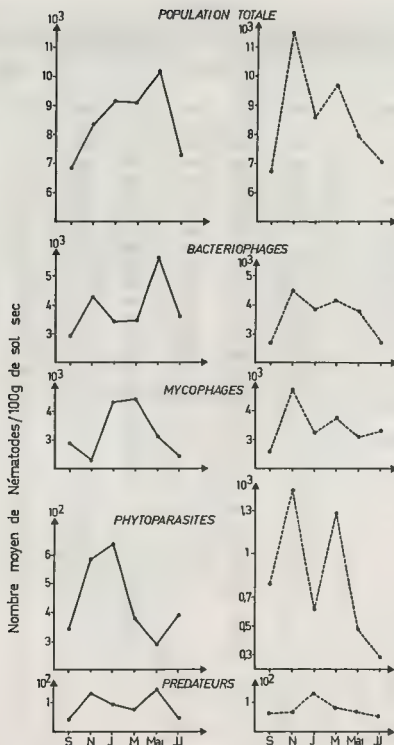
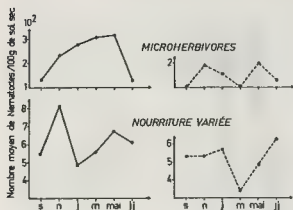


FIG. 9 — Évolution de la densité mensuelle moyenne de la population totale de nématodes et des groupements trophiques dans les deux parcelles (—station témoin, ---station expérimentale). La moyenne est établie pour chaque mois (x) selon la formule :

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^n d_{ix}/4}{n} \text{ où } d = \text{densité enregistrée la } i\text{ème année}$$



A — ASPECT QUANTITATIF

Dans la station témoin les fluctuations de la densité annuelle des Collembolés témoignent d'une augmentation du nombre d'individus de 1977 à 1979 (on passe respectivement de 2.496 à 3.355 puis 3.736 individus) puis d'une décroissance ramenant les populations à un niveau comparable à celui de 1977 (2.495 individus). Le sens de ces fluctuations est identique aux observations de la faune nématologique. Au contraire dans la station expérimentale on peut noter durant les deux premières années une stabilité de la densité des Collembolés (3.076 puis 3.073 individus respectivement pour 1977 et 1978) suivie dès 1979 d'une décroissance notable des populations (2.214 puis 1.599 individus).

On a représenté (fig. 10) l'évolution des densités de Collembolés selon les niveaux de prospection dans les deux stations. Comme pour les nématodes le terme «surface» désigne le regroupement des niveaux 1 et 2 et le terme «profondeur» celui des niveaux 3 et 4 étant donné l'évolution quasi similaire de ces strates entre elles. L'observation des graphiques indique clairement que les populations de surface se comportent d'une manière presque identique dans les deux stations alors que les niveaux inférieurs, après avoir maintenu leur potentiel durant les deux premières années, présentent une chute régulière des populations dans la station expérimentale. Nous retrouvons encore ici le même phénomène observé chez les nématodes et les populations bactériennes, avec cependant une réponse un peu plus tardive chez les Collembolés.

B — ASPECT QUALITATIF

Un aspect comportemental particulier s'observe chez l'espèce *Stenophorura densi*. Globalement cette espèce présente une évolution similaire des densités annuelles dans les deux stations. Cependant on doit remarquer deux faits : tout d'abord l'augmentation numérique constatée au cours des années 1978 et 1979 dans la station expérimentale est très nettement plus importante que dans la station témoin. D'autre part, comme on peut le constater sur l'histogramme (fig. 11) représentant l'évolution de la densité annuelle de cette espèce selon les niveaux de prospection, *Stenophorura densi* a tendance à se développer progressivement vers la surface alors que dans la station témoin et au départ dans la station expérimentale elle se comporte tout à fait comme une espèce édaphique de profondeur. Ce développement particulier est à mettre en parallèle avec l'évolution du nématode phytoparasite *Helicotylenchus pseudorobustus* représentée symétrique-

ment sur la fig. 11. Précisons toutefois qu'il est impossible d'établir une corrélation nutritionnelle entre ces deux espèces, l'observation au microscope du tube digestif de *Stenophorura densi* ne permettant pas de préciser l'origine des constituants du bol alimentaire (bouillie fine dans masse minérale).

Enfin, un dernier point à souligner est le comportement de l'espèce *Onychiurus pseudogranulosus* qui disparaît totalement de la station expérimentale dès la seconde année. Ici aussi il est difficile d'expliquer ce phénomène sous l'angle trophique : si *Onychiurus pseudogranulosus*, à l'inverse de *Stenophorura densi*, est typiquement une espèce de surface, l'observation du contenu digestif montre rarement des éléments figurés imputables à la litière.

VI — DYNAMIQUE DE L'ATMOSPHÈRE DU SOL

Le gradient d'oxygène se définit assez mal dans le sol. Ce gaz diffuse rapidement vers le niveau d'activité la plus intense qui puise alors l'oxygène nécessaire soit dans l'air libre, soit dans les zones à faible activité biologique (donc à teneur élevée en O₂). Ainsi le niveau d'activité la plus grande provoquera dans le sol l'existence d'un gradient d'oxygène selon la position plus ou moins profonde de ce niveau. Au contraire on observera toujours dans le sol un gradient réel de gaz carbonique. C'est pourquoi il nous a paru préférable de montrer les courbes d'évolution de la teneur en CO₂ (fig. 12) bien que celles de l'O₂ aient une allure semblable mais avec des pics inversés.

La dynamique du gaz carbonique, aussi bien dans la parcelle témoin que dans la parcelle expérimentale, traduit une activité intense et régulière du sol chaque année au printemps (pic du mois de mai). Cependant la station expérimentale se singularise en 1978 et 1979 par des teneurs en CO₂ remarquablement élevées. Il semble donc que l'on retrouve par l'étude de l'atmosphère du sol les phénomènes saisonniers enregistrés avec les populations animales et microbiennes mais nettement amplifiés : on note des niveaux d'activité comparables dans les deux stations en 1977 (0,24-0,28-0,36 et 0,19-0,29 et 0,35 % de CO₂ respectivement dans les stations témoins et essai selon les trois niveaux prospectés), suivis d'une période (1977-1978) à forte amplitude (variation selon le niveau de 0,20 à 0,29 et 0,35 à 0,74 % de CO₂ respectivement pour le témoin et l'essai) correspondant au maintien ou à l'accroissement des populations en relation avec la régression du tapis herbacé, puis d'une baisse d'activité, les prélèvements gazeux de mai 1980 présentant des teneurs plus faibles et pratiquement équivalentes dans les deux parcelles (0,17-0,18-0,23 et 0,21-0,23-0,25 % de CO₂ respectivement pour le témoin et l'essai).

CONCLUSION

L'hypothèse de départ de notre étude était basée sur l'idée que la rétention des apports annuels de litière au sol entraînerait des désordres importants au sein des populations animales et microbiennes et que par voie de conséquence la structure et le fonctionnement de l'écosystème seraient modifiés. Au terme de cette étude les modifications enregistrées n'ont été perceptibles qu'après une analyse fine des données recueillies pendant 4 années. En réalité ces résultats doivent être considérés à deux niveaux complémentaires et selon une évolution différente de notre hypothèse de départ :

1 — La régression spectaculaire du tapis herbacé est la conséquence première de la privation des apports de litière. En effet dès la période hivernale 1977-1978, le lierre (*Hedera helix*), vraisemblablement parce qu'il n'est plus protégé du gel par la couverture de feuilles tombées, disparaît, tandis que progressivement jusqu'en 1979, le tapis continu de mercuriales (*Mercurialis perennis*) devient très clairsemé puis

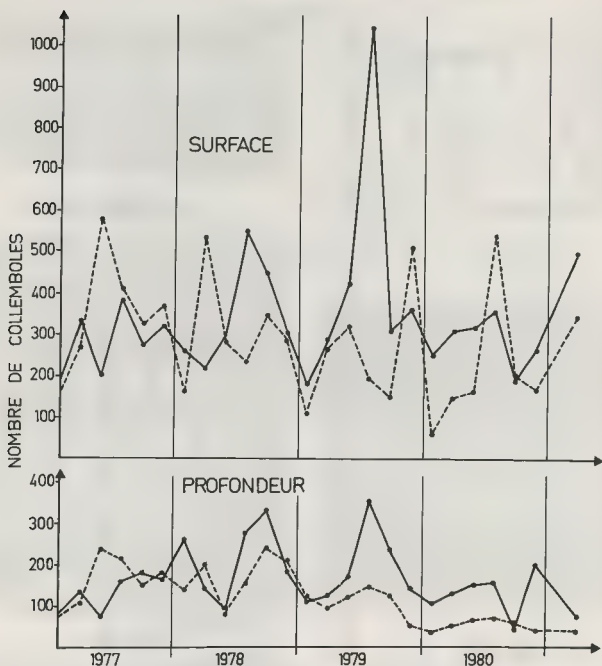


FIG 101 — Evolution de la densité des populations de Collemboles (1977-1981) pour l'ensemble des prélèvements dans les niveaux de surface et profondeur des deux stations (— station témoin, --- station expérimentale).

inexistant sur la majeure partie de la station expérimentale. Ce phénomène aura deux conséquences :

a) A la disparition de la strate herbacée fait suite une phase évolutive de reconquête du milieu marquée dès 1980 par l'apparition puis le développement luxuriant de plantes de hautes friches nitrophiles. Ce processus s'est trouvé accéléré après l'égale obligatoire de juin 1982, de telle sorte que

rapidement le paysage phytosociologique a été totalement bouleversé. Or la microflore et la microfaune du sol n'ont subi que de faibles modifications qualitatives. Autrement dit à un type de sol donné correspondrait apparemment une microflore et une microfaune spécifiques quelle que soit la végétation portée par ce sol, dans les limites de stabilité du type d'humus. En effet, dans le cas d'humus bien caractérisés ou de variation de types sur de courtes distances sous même

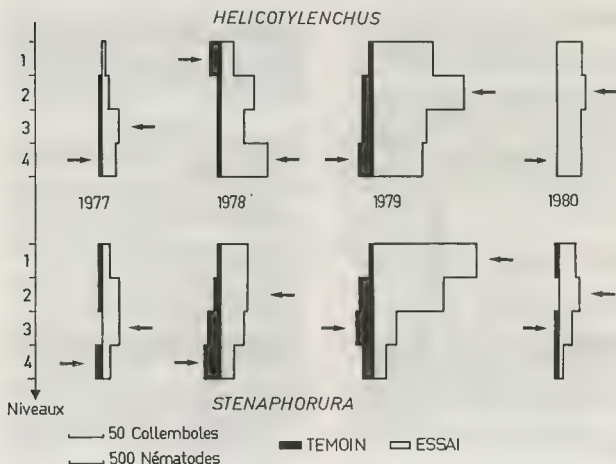


FIG. 11. — Schéma évolutif par niveau de prospection et par année de la densité de *Helicotylenchus pseudorubustus* (nématode) et de *Stenaphorura dentis* (Collembole). Les flèches indiquent le niveau d'abondance optimaux.

essence forestière dominante (l'action du ou des facteurs de déséquilibre se manifeste depuis de nombreuses années) la microfaune des Collembolés et des Nématodes, en particulier *Mononchida*, subit des modifications quantitatives et qualitatives au travers desquelles ces deux groupes zoologiques se comportent comme d'excellents indicateurs pédobiologiques soit séparément (ARPIN, 1979 ; PONGE, 1980 et 1983 ; PONGE & PRAT, 1982), soit ensemble et avec complémentarité d'indications (ARPIN *et al.*, 1984), ceci pouvant aussi s'observer à l'échelle d'espèce ubiquiste par des études morphométriques fines (ARPIN & PONGE, 1984). Cela démontre une nouvelle fois qu'avant d'entreprendre une étude sur les relations entre le milieu et les êtres vivants, l'écologiste se doit de connaître au mieux le passé lointain et proche d'un biotope.

b) À la disparition de la strate herbacée fait suite, au niveau du sol, un accroissement des ressources trophiques dues à la biodégradation des systèmes souterrains (racines, rhizomes). Il ne nous est pas possible de donner une estimation précise. Soulignons simplement que la densité des mercuriales est de l'ordre de 150 pieds/m² (VANNIER, 1970) soit en moyenne pour la station expérimentale une disparition de 12 10³ plantules et racines, sans compter le lierre mis à la disposition de la microflore et de la microfaune. C'est ce phénomène que nous allons enregistrer au niveau faunistique.

2 — Après une année (1977) où les deux stations présentent des populations animales et microbiennes qualitativement et quantitativement similaires, l'évolution ultérieure est marquée par des modifications :

a) **Quantitatives** : Maintien (en profondeur) ou accroissement des densités en 1978 et 1979 suivis en 1980 d'une régression numérique des effectifs dans les niveaux profonds vraisemblablement par épuisement du stock nutritif (disparition du tapis herbacé). Les niveaux supérieurs ne semblent pas affectés ce qui pourrait s'expliquer par le fait que les populations bénéficient d'un apport trophique non négligeable, directement et rapidement assimilable, représenté par les pluviolessivats et éventuellement (du moins pour la microfaune) par le développement de mousses et d'algues).

b) **Qualitatives** : Perte d'une réserve microbienne potentielle, diminution de l'activité lipolytique, de la cellulolyse et de la ligninolyse, décalage des périodes d'activité maximale et disparition des successions chronologiques dans l'évolution des groupements trophiques (nématodes), tendance de certaines espèces de profondeur à se développer progressivement vers la surface du sol (Nématodes et Collembolés).

Au regard de ces faibles modifications faunistiques et microbiologiques traduisant certes un déséquilibre du milieu, on peut se demander quel est l'impact réel de la rétention de litière dans une rendzine forestière sur les populations

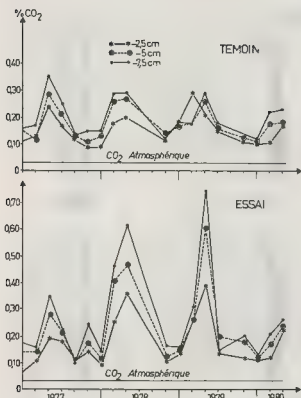


FIG. 12. — Dynamique de l'atmosphère du sol. Evolution de la teneur en CO_2 dans les stations témoin et expérimentale à 3 niveaux de prospection (1977-1980).

edaphiques ? N'a-t-on pas jusqu'à présent attribué à la litière un rôle trophique prépondérant envers les animaux du sol en négligeant, dans une certaine mesure, de considérer en premier l'apport énergétique représenté par la strate herbacée, comme semblent l'indiquer ici les décroissances de densité en profondeur, la relative inertie des horizons supérieurs ou les développements progressifs de certaines espèces vers la surface ? Il est beaucoup question à l'heure actuelle d'entreprendre une récupération des litières afin d'éviter au maximum les feux de forêts et d'utiliser également cette biomasse dans les convertisseurs bioénergétiques. Ne va-t-on pas par ce biais modifier des paysages phytosociologiques et conditionner ainsi l'évolution ultérieure des sols ?

Il est vrai que nos expériences ne peuvent répondre qu'à une partie du problème car elles ont été réalisées dans un type d'humus particulier : le Mull calcaire. Il s'agit d'un sol présentant une rapide biodégradation de la litière suivi d'un blocage précoce de la matière organique par le calcaire actif (DUCHAUFOR, 1977 et 1980) qui est ainsi retenue dans les horizons de surface et n'est que lentement soumise à la dégradation microbienne. Un tel sol présente une convergence avec les humus de type Moder ou Mor ; la seule différence réside dans le fait que cette matière organique est intimement mélangée à la matière minérale en raison de l'intense activité biologique alors qu'elle s'accumule en surface dans le cas des humus de type Moder ou Mor. Il serait donc souhaitable dans l'avenir de développer des études relationnelles entre la rétention de litière, la strate herbacée et les populations animales et microbiennes du sol sous l'angle du fonctionnement et de l'évolution de l'écosystème sur un sol à humus doux non calcaire (Mull acide à turn-over rapide de la matière organique).

Remerciements

Les auteurs expriment leur gratitude à leurs collègues G CHAUVIN et A. GUEGEN de l'Université de Rennes qui ont effectué les mesures des équivalences énergétiques de la litière, ainsi qu'à Mme C. MASSON pour la mise au point des illustrations et Melle M.A. DELAMARE DEBOUDEVILLE pour la dactylographie du texte.

RÉFÉRENCES

- ALBERTI (G.), 1982. — Activités biologiques dans les sols forestiers de Brunoy et d'Orléans. D.E.A. de biologie et physiologie végétale, Nancy 1 : 72 pages.
- ARPIN (P.), 1979. — Ecologie et systématique des nématodes *Mononchida* des zones forestières et herbacées sous climat tempéré humide. I — Types de sol et groupements spécifiques. *Revue Nématol.*, 2 : 211-221.
- ARPIN (P.), 1980. — Les éléments prédateurs de la microfaune du sol. In «Actualités d'écologie forestière». P. Pesson, Gauthier-Villars, Paris : 507-517.
- ARPIN (P.), KILBERTUS (G.), PONGE (J.F.) et VANNIER (G.), 1980. — Importance de la microfaune et de la microfaune en milieu forestier. In «Actualités d'écologie forestière». P. Pesson, Gauthier-Villars, Paris : 87-150.
- ARPIN (P.) et KILBERTUS (G.), 1981. — Ultrastructure du contenu digestif et de l'épithélium intestinal chez quelques nématodes prédateurs (*Mononchida*) et bactériophages. *Revue Nématol.*, 4 : 131-143.
- ARPIN (P.) et PONGE (J.F.), 1984. — Etude des variations morphométriques de *Prionchulus punctatus* (Cobb, 1917) Andrássy, 1958. *Revue Nématol.*, 7 : 321-324.
- ARPIN (P.), PONGE (J.F.), DABIN (B.) et MORI (A.), 1984. — Utilisation des Nématodes et des Collemboles pour caractériser des phénomènes pédobiologiques. *Revue d'Ecol. Biol. Sol.* 21 : 243-268.
- BALKWILL (D.L.), RUCINSKY (T.E.) et CASIDA (L.E.), 1977. — Release of micro-organisms from soil with respect to transmission electron microscopy viewing and plate counts. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 43 : 73-87.
- BRAY (J.R.) et GORHAM (E.), 1964. — Litter production in forests of the world. *Advan. Ecol. Res.*, 2 : 101-157.
- DUCHAUFOR (Ph.), 1977. — Pédologie. Tome 1 Pédogénèse et classification. Masson et Cie éd., Paris : 477 pages.
- DUCHAUFOR (Ph.), 1980. — Ecologie de l'humification et pédogénèse des sols forestiers. In «Actualités d'écologie forestière». P. Pesson, Gauthier-Villars, Paris : 177-203.
- EL BALKHI (M.), MANGENOT (F.), PROTH (J.) et KILBERTUS (G.), 1978. — Influence de la percolation d'une solution de saccharose sur la composition qualitative et quantitative de la microfaune bactérienne d'un sol. *Soil. Sci. Plant. Nutr.*, 24 : 15-25.
- HATTORI (T.) et HATTORI (R.), 1976. — The physical environment in soil microbiology. An attempt to extend principles of microbiology to soil microorganisms. *Critical Reviews in Microbiology* : 423-461.
- KILBERTUS (G.), 1983. — Estimation de la biomasse microbienne du sol par l'observation directe en microscopie électronique et photonique. *Sols, I.N.R.A.*, 18 : 23-29.
- KILBERTUS (G.) et REISINGER (O.), 1975. — Dégradation du matériel végétal. Activités in vitro et in situ de quelques micro-organismes. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 12 : 347-358.
- KILBERTUS (G.), PROTH (J.) et MANGENOT (F.), 1977. — Sur la répartition et la survivance des microorganismes du sol. *Bull. Soc. Acad. Lorr. Sci.*, 16 : 93-104.
- KILBERTUS (G.) et SCHWARTZ (R.), 1981. — Influence de la déforestation sur l'activité biologique des sols tropicaux. *Bull. Ec. Ev. Ex.*, 5 : 22-25.

- KILBERTUS (G.), SCHWARTZ (R.) et ALBERTI (G.), 1982. — La répartition quantitative des microorganismes dans les sols de forêts (chêne, pin). Indice d'activité microbiologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 19 : 513-523.
- MALOCHET (M. O.), 1979. — Mise en évidence d'une interaction Bactéries-Nématodes bactériophages dans la dégradation de la matière organique. Exemple d'une chaîne alimentaire simple : Feuille de charme, Isopode, Nématode. D.E.A. d'Ecologie, Paris, 63 p.
- MOUREY (A.), 1979. — Application d'une méthode de dosage de l'activité lipolytique à pH constant à quelques sols prairiaux. *Bull. de l'ENSAIA*, 21 : 61-65.
- OLAH (G.M.), REISINGER (O.), KILBERTUS (G.), 1978. — Biogégradation et humification. Atlas ultrastructural. Les Presses de l'Université Laval-Vuibert. 331 p.
- PONGE (J.F.), 1980. — Les biocénoses des Collembolles de la Forêt de Senart. In «Actualités d'écologie forestière», P. Pesson, Gauthier-Villars, Paris : 151-176.
- PONGE (J.F.), 1983. — Les Collembolles, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Résultats obtenus au sud de Paris. *Acta Oecologica : Oecologia generalis*, 4 : 359-374.
- PONGE (J.F.) et CHARPENTIE (M.J.), 1981. — Etude des relations microflore-microfaune. Expériences sur *Pseudosinella alba* (Packard), Collembole mycophage. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 18 : 291-303.
- PONGE (J.F.) et PRAT (B.), 1982. — Les Collembolles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélanges : résultats obtenus en forêt d'Orléans. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 19 : 237-250.
- PROTH (J.), 1978. — Evolution de la microflore d'une rendzine forestière récemment privée de ses apports naturels en litière de charme. Etude microbiologique et ultrastructurale. Thèse de 3ème cycle, Nancy I, 215 p.
- RADTKE (D.), 1979. — Décomposition du bois de pin et de hêtre par des champignons lignicoles. Standardisation d'une méthode d'étude. D.E.A. microbiologie, Nancy I, 71 p.
- REYNOLDS (E. S.), 1963. — The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.*, 17 : 176-191.
- RYTER (A.) et KELLENBERGER (E.), 1958. — Etude au microscope électronique de plasma contenant de l'ADN. I — Les nucléotides des bactéries en croissance active. *Z. Naturforsch.*, 136 : 597-605.
- SCHWARTZ (R.), 1981. — Influence de la monoculture des résineux sur la microflore des sols et la décomposition des litières. Thèse de 3ème cycle, Nancy I : 170 p.
- SELINO (D.), PROTH (J.), BRUCKERT (S.) et KILBERTUS (G.), 1978. — Analyse d'un mode d'agrégation dans les sols brunifiés acides. 103ème Congrès Nat. Soc. Sav., Nancy-Metz, avril 1978.
- SKINNER (F.A.), 1976. — Methodology in soil examination. *Soil Appl. Bacteriol. Symp.*, U.S.A., 4 : 19-35.
- STACHURSKY (A.) et ZIMKA (J. R.), 1976. — Methods of studying forest ecosystems : microorganisms and saprophage consumption in the litter. *Ekol. Pol.*, 24 : 57-67.
- VANNIER (G.), 1970. — Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des arthropodes du sol. Editions du CNRS, Paris, série P.B.I., R.C.P., 40 : 319 p.
- VANNIER (G.) et KILBERTUS (G.), 1981. — Participation des insectes Collembolles et des microorganismes telluriques au processus de migration des substances organo-minérales. Colloques Internationaux du CNRS, Nancy, n° 303 : 133-144.
- VERDIER (B.), 1975. — L'étude de l'atmosphère du sol. Eléments de comparaison et signification écologique de l'atmosphère d'un sol brun calcaire et d'un sol lessivé podzolique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 22 : 391-426.

UTILISATION DE LA MICROMORPHOLOGIE POUR L'ÉTUDE DES RELATIONS TROPHIQUES DANS LE SOL : LA COUCHE L D'UN MODER HYDROMORPHE SOUS *PINUS SYLVESTRIS* (Forêt d'Orléans, France)

par Jean-François PONGE

Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale — E.R. 204, C.N.R.S.
4, avenue du Petit Château — 91800 BRUNOY (France)

MOTS CLÉS : Sol - Relations trophiques - Ressources alimentaires - Litière - Enchytréides - Oribates - Collembolles - Larves de Diptères - Micromorphologie - *Pinus sylvestris*

KEY-WORDS : Soil - Trophic relationships - Alimentary resources - Litter - Enchytraeidae - Oribatei - Collembola - Diptera larvae - Micromorphology - *Pinus sylvestris*

RÉSUMÉ

Au cours d'investigations morphologiques dans la couche L d'un humus de type moder sous pin sylvestre, des différences notables concernant l'exploitation des ressources par les animaux du sol (particulièrement les vers Enchytréides, les Oribates, les Collembolles et les larves de Diptères) ont été trouvées entre les niveaux L₁ et L₂. Dans le premier niveau la mousse vivante est principalement consommée par les groupes de grande taille tels que les Enchytréides et les larves de Sciarides, tandis que les hyphes de champignons sont consommées non seulement par ces groupes mais aussi par les Oribates. Dans le second niveau la mousse est délaissée tandis que les aiguilles de pin sont mangées par les Enchytréides. Au contraire les larves de Sciarides n'ingèrent pas de matériel provenant du pin mais leurs contenus intestinaux renferment seulement du matériel fongique. Ces résultats ainsi que des observations microscopiques sur la transformation des aliments ayant traversé un tube digestif conduisent à rejeter, car ne correspondant pas aux conditions d'environnement particulières au sol, le modèle classique de séparation des niches et de partage des ressources.

Cette étude a été entreprise dans le cadre d'un travail de micromorphologie visant à décrire l'ensemble des relations entre les êtres vivants, le matériel végétal en décomposition et les éléments minéraux au cours de la décomposition et de l'incorporation de la litière. L'étude de la couche L a fait l'objet de deux articles (PONGE, 1984, 1985) où sont présentés les résultats des investigations micromorphologiques (*).

I — INTRODUCTION

Si les divers groupes de la faune du sol ont d'ores et déjà été bien étudiés au point de vue de leurs habitudes alimentaires, dans des expériences au laboratoire ou des observations sur des animaux capturés, peu de travaux portent sur la répartition des ressources entre des groupes différents, ou entre des

SUMMARY

Utilization of micromorphology in order to study trophic relationships in the soil : the L layer from a moder humus under *Pinus sylvestris* (Forêt d'Orléans, France)

During the course of morphological investigations upon the L layer of a moder humus under Scots pine, big differences were noticed between the L₁ and L₂ levels, concerning the exploitation of resources by soil animals (peculiarly Enchytraeid worms, Oribatei, Collembola and Diptera larvae). At the first level living moss is chiefly consumed by the large-sized groups such as Enchytraeidae and Sciarid larvae, whereas fungal hyphae are consumed not only by these two groups but also by Oribatei. At the second level moss is forsaken whereas pine needles are eaten by Enchytraeidae. On the contrary, Sciarid larvae do not eat pine material and their intestinal guts only contain fungus material. These results and microscopical observations upon the transformation of the nutrients after they have passed through a digestive tract lead to reject the classical model of niche separation and resources partition as not fitted for soil environmental conditions.

espèces différentes à l'intérieur d'un même groupe, et sur les liens entre les ségrégations trophiques et les ségrégations spatiales. De telles études nécessitent la considération d'un volume peu important, de façon à comparer des sites communiquant les uns avec les autres et susceptibles d'être atteints par les individus étudiés.

Quatre techniques ont été utilisées jusqu'à présent :

a — L'introduction sur le terrain de petites quantités de litière enfermées dans des sacs dont les mailles laissent passer la faune a permis d'étudier, outre le partage des ressources trophiques entre les groupes colonisant ces substrats, la succession des organismes au cours du processus de décomposition (ANDERSON 1975; HAGVAR et KJONDAL, 1981).

b — L'étude de coupes épaisses de sol après inclusion dans la gélatine a permis d'observer les animaux *in situ* et, combinée avec l'observation des contenus des tubes digestifs, a permis d'établir les liens entre alimentation et microhabitat, diversité des habitats et diversité spécifique, etc., (ANDERSON et HEALEY, 1970; PANDE et BERTHET,

(*) Ce travail fait partie intégrante du projet PIREN-CNRS «Influence des monocultures de résineux et alternatives possibles».

1973; ANDERSON, 1978 a) ; cette technique est préférable à l'étude des lames minces car elle autorise l'observation d'un plus grand volume de sol dans un champ donné de la loupe binoculaire.

c — L'étude du transfert d'isotopes radioactifs depuis un substrat marqué jusqu'à des organismes divers intervenant directement (transfert rapide) ou indirectement (transfert lent) dans le processus de décomposition a permis de déterminer la part respective de tel ou tel groupe dans l'ingestion d'un substrat donné (COLEMAN et MAC GINNIS, 1970; MAC BRAYER et REICHLER, 1971; KOWAL et CROSSLEY, 1971).

d — L'étude de microcosmes en laboratoire a permis, sur des espèces animales précises et introduites simultanément en quantité déterminée, de préciser dans quelle mesure la compétition spatiale et trophique aboutit à des phénomènes ségrégatifs (ANDERSON, 1978 b).

II — MÉTHODOLOGIE

Dans la présente étude, c'est l'observation de tubes digestifs d'animaux prélevés sur le terrain qui a été choisie. Après avoir effectué une microstratification sur une surface restreinte selon la technique préconisée par BABEL (1971, 1972) et mise à profit par BRUN (1978), un petit volume de chaque couche est prélevé (50 cm³) et fixé immédiatement dans l'alcool à 95°. Les éléments présents sont observés et triés sous la loupe binoculaire. Dans la litière, les animaux sont en général emprisonnés ou posés à la surface d'éléments végétaux ou fongiques, ce qui permet de définir leur microhabitat au moment de la fixation. Les animaux sont ensuite observés par transparence ou disséqués pour l'étude de leur contenu digestif. Leur volume a été mesuré selon une méthode d'approximation géométrique simple (PONGE, 1984). Les déjections animales présentes dans chaque couche (ou sous-couche au sens de BABEL) ont fait l'objet d'une étude à part qui ne sera pas exposée ici, car il s'agit de micro-biotopes abritant de nombreux organismes et dont la description échappe au cadre de l'alimentation de la mésofaune. Elles permettent cependant de compléter utilement les observations faites sur les animaux et donnent des renseignements sur l'action de la faune à d'autres moments de l'année.

La station étudiée est une futaie de pin sylvestre âgée de 35 ans, située en Forêt d'Orléans (Loiret, France), où le sol est recouvert d'un tapis muscinal continu de *Pseudoscleropodium purum*, Bryophyte souvent liée aux peuplements purs de *Pinus sylvestris* (KILBERTUS, 1973). La strate herbacée est dominée par la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), mais la molinie (*Molinia caerulea*) est également présente par endroits, avec toutefois un faible développement. Le sol est un sol lessivé à pseudo-gley (hydromorphie temporaire proche de la surface), avec un humus de type moder (à tendance hydro-moder, en raison de l'engorgement hivernal, au niveau du contact entre la couche H et l'horizon A₁). Le pH, mesuré au niveau de l'horizon A₁, a fourni en 3 points de mesure les valeurs 3,24/3,22/3,29. La roche-mère est formée par des alternances de sables et argiles de Sologne. Dans ce peuplement les 80 premiers centimètres sont formés d'un sable grossier pauvre en argile et en limon, faisant place progressivement à un sédiment de plus en plus argileux, responsable de la formation d'une nappe perchée. Ce type de sol est assez représentatif des zones plantées en pin sylvestre en Forêt d'Orléans.

L'observation à l'œil des différentes couches (tableau I) permet de distinguer des différences qualitatives grossières entre les deux premières couches (L₁ et L₂, correspondant

respectivement aux sous-couches L_{1n} et L_{2p} de BABEL) Dans cette station, les tiges feuillées vertes de mousse correspondent à l'essentiel du matériel végétal présent en L₁, les aiguilles de pin étant brunes, entières et turgescences. La couche L₂ est formée d'aiguilles noires, encore entières mais collées et parfois compactées ensemble, ainsi que de la partie morte des pieds de mousses. Un fragment d'une jeune branche de pin est présent à ce niveau. D'après la nature des fragments observés, on peut estimer que la couche L₁ correspond aux deux mois précédant la date du prélèvement (août 1981), alors que la couche L₂ correspond aux 6 mois antérieurs (hiver + printemps).

III — ÉTUDE DES RESSOURCES

L'observation à la loupe binoculaire permet de définir un certain nombre de composants dans le matériel (essentiellement végétal et fongique) à la disposition des animaux dans les deux couches étudiées (Fig. 1). On peut remarquer la nette dominance du matériel bryal (mousse vivante) sur la litière de pin en L₁, la proportion s'inversant en L₂, même si l'on ne tient pas compte du fragment de branche tombée (ces branches tombées sont très fréquentes dans ce jeune peuplement de 35 ans soumis à un intense élagage naturel), qui correspond à près de la moitié du volume total réel de l'échantillon.

Ces estimations ne prennent pas en compte le mycélium fongique aérien, ni les déjections dans la mésofaune (essentiellement des déjections d'Enchytréides, d'Oribates et de Collembolles). Ces éléments sont présents mais de très faible volume, comparativement aux autres. Ils ont donc été comptabilisés avec leur support végétal. La suite de ce travail montrera cependant qu'ils prennent une grande importance dans l'alimentation de la mésofaune. On remarquera également l'accroissement de la diversité du matériel végétal dans la couche L₂ avec, outre le bois de pin, la présence de la litière de *Pteridium aquilinum*, et une grande diversité dans les stades de décomposition des aiguilles (PONGE, 1985).

IV — ÉTUDE PRÉLIMINAIRE DE LA MÉSOFAUNE*

L'importance de chaque groupe a été estimée à la fois par

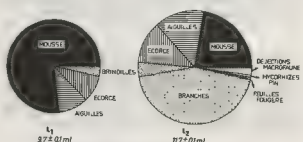


FIG. 1. — Répartition des principales ressources trophiques, la surface de chaque cercle étant proportionnelle au volume total des éléments constitutifs (volume du prélèvement, y compris les vides = 50 ml) ; ne figurent pas le mycélium aérien, ainsi que les déjections de la mésofaune, comptabilisés avec les fragments végétaux ; le volume de la faune très petit (<5 µl), ne peut être représenté.

(*) Il convient de remercier tout particulièrement les chercheurs qui ont participé à la détermination des divers groupes de la mésofaune. Mr J. M. FOURNIEU, Chercheur libre au laboratoire d'Ecologie générale pour les Oribates et Mr L. MATHIEU, Maître Assistant au laboratoire d'Entomologie du Muséum pour les larves de Diptères.

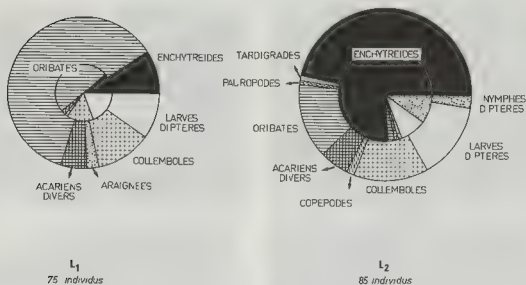


FIG. 2. — Répartition des groupes de la mésofaune en effectifs et en volumes, la surface de chaque cercle extérieur étant proportionnelle à l'effectif total de chaque niveau considéré, la surface de chaque cercle intérieur étant proportionnelle au volume total de la faune à ce même niveau

l'effectif et par le volume occupé (Fig. 2). On voit tout de suite que la nette dominance des Oribates en L₁ (essentiellement due à *Platynothrus peltifer*) fait place à une dominance des Enchytréides (probablement *Cognettia sphagnetorum*, ALBRECHT communication personnelle) en L₂, tant en ce qui concerne l'effectif que le volume. La dominance des Enchytréides est beaucoup plus nette par le volume car il s'agit d'animaux plus gros que les autres représentants de la mésofaune. De même, l'augmentation globale du volume de la mésofaune est liée à cette importance relative des Enchytréides.

On peut remarquer également que la mésofaune est plus diversifiée en L₂, avec la présence de groupes tels que les Tardigrades, les Copepodes ou les Pauropodes, quoique ces groupes soient très faiblement représentés. Cet accroissement de diversité se retrouve aussi au niveau spécifique à l'intérieur des groupes (PONGE, 1984, 1985). On peut mettre en parallèle ce phénomène avec l'accroissement de diversité des ressources, sans pour autant établir une relation de cause à effet, la suite de ce travail montrera d'ailleurs quelle prudence il faut adopter en la matière.

V — ANALYSE MICROMORPHOLOGIQUE DES CONTENUS INTESTINAUX

A — ORIBATES

Dans la couche L₁, où ce groupe est dominant, c'est l'espèce *Platynothrus peltifer* qui constitue à elle seule l'essentiel du peuplement. Les animaux disséqués présentent uniquement du matériel fongique. La figure 3 a montre un exemple de ce que renferme une boulette fécale en formation : on trouve de nombreuses hyphes, surtout des hyphes à parois mélanisées, et des chlamydospores. Ceci correspond à l'ingestion d'un fragment du mycélium d'un Hyphomycète Dématié. Le matériel fongique est vide de cytoplasme

(observation en contraste de phase, FRANKLAND, 1974), bien que les parois semblent intactes. L'utilisation du cytoplasme des champignons par des animaux incapables de lyser les parois a déjà été remarquée par plusieurs auteurs (REISINGER, 1972 et 1978; KILBERTUS et VANNIER, 1979 et 1981; PONGE et CHARPENTIER, 1981).

La microflore intestinale est toujours présente (Fig. 3 b), qu'il s'agisse d'individus à jeun ou en réplétion, qu'il s'agisse de nymphes ou d'adultes (ces deux stases sont présentes conjointement et avec la même alimentation dans la couche L₁ et ne semblent pas présenter de ségrégation spatiale ou trophique). La bactérie de forme ovoïde présente dans ces colonies semble, morphologiquement, être toujours la même. Cependant, curieusement, aucun des nombreux auteurs ayant travaillé sur l'alimentation de cette espèce (HARTENSTEIN, 1962 a et b; LITTLEWOOD, 1969; PANDE et BERTHET, 1973; ANDERSON 1975; BEHAN-PELLETIER et HILL, 1983) n'a signalé de tels nuages bactériens. L'existence d'une microflore intestinale a pourtant bien été mise en évidence, par repiquage et isolation (STEFANIAK et SENICZAK, 1976, 1981 et 1983).

Chez tous les Oribates observés, on peut constater le rassemblement du matériel ingéré en pelotes très compactes, de forme caractéristique, le degré de compaction augmentant au fur et à mesure de la digestion. La figure 3 c illustre ce processus chez *Adoristes ovatus*. Ce phénomène, particulier à ce groupe (ainsi qu'à certains Collembolés, tels les *Megalothorax* (ARPIN *et al.*, 1980), a été bien étudié et expliqué par l'anatomie particulière du tube digestif (HOEBEL-MÄVERS, 1967; TARMAN, 1968; DINSDALE, 1974). Le brunissement des pelotes, au cours de ce processus, est probablement dû au phénomène de compaction, qui augmente le volume relatif occupé par les éléments non digérés, en l'occurrence des parois mélanisées de champignons.

La couche L₂ présente de nombreuses déjections d'Oribates déposées à la surface de la plupart des fragments végétaux sans pour autant former d'accumulations. Ce niveau est cependant beaucoup plus pauvre en Oribates, et ceci est

encore plus net si l'on se réfère au volume, car il y a une forte régression des grands individus tels que *Platynothrus pelifer*, mais cette régression est beaucoup moins nette pour les petits individus tels que ceux appartenant au genre *Oppia*. Les déjections présentes sont cependant de grande taille et correspondent sans doute à un habitat abandonné par une population de *Platynothrus pelifer* ou d'Oribates de taille voisine (*Adoristes ovatus*, *Ceratoppia bipilis*, etc...). Elles renferment du matériel fongique, essentiellement des hyphes avec dominance d'hyphes à parois mélanisées (Fig. 3 d). Ces hyphes correspondent aux mycéliums stériles dématiés présents à la surface des fragments végétaux en décomposition dans la couche L (PONGE, 1984, 1985). Les hyphes sont coupées en fragments courts, de 30 à 50 µm de long. Au centre de ces déjections, lorsqu'elles sont anciennes, le matériel fongique mélanisé subit des transformations (peut-être à la suite de processus anaérobies, étant donné le degré de compaction) faisant perdre aux parois de champignons leur aspect lamellaire, aboutissant progressivement à une matière brune amorphe (Fig. 3 e).

Le seul individu (sur trois observés au niveau L₂) de l'espèce *Platynothrus pelifer* possédant un tube digestif plein montre toujours la même microflore intestinale et les boulettes fécales sont constituées par du matériel fongique à dominante dématée, mais déjà plus ou moins lysé (fig. 3 f). Etant donné ce qui a été observé chez les individus disséqués dans la couche L₁ (pas de lyse des parois mélanisées) et ce que l'on observe au cours du devenir des déjections de tous types

au niveau L₂ (PONGE, 1985), il est probable que l'animal a ingéré une déjection, sans qu'il soit cependant possible de dire s'il s'agit d'une déjection d'Oribate ou d'un autre animal. La nature fongique du matériel laisse cependant supposer qu'il s'agit bien d'une déjection d'Oribate. Le phénomène d'autocoprophagie observé en élevages expérimentaux par REISINGER (1972) sur l'Acaridae *Tyrophagus putrescentiae* est donc probablement fréquent dans les conditions naturelles chez les Oribates.

Chez les individus appartenant au genre *Oppia sensu lato* on n'observe que des hyphes de Basidiomycètes (Fig. 3 g) appartenant au mycélium à boucles extra-mycorhizien décrit au niveau L₂ (PONGE, 1985). Ce mycélium est formé d'hyphes hyalines de 3 µm de large, à parois incrustées, formant de nombreuses anses d'anastomose. On peut observer une lyse progressive des parois dans les boulettes fécales en formation, avec d'abord disparition des incrustations (oxalate de calcium ?). Plusieurs études ont été réalisées sur diverses espèces appartenant au genre *Oppia* (*O. nova*, HARTENSTEIN, 1962 a; *O. concolor*, SHEREEF, 1971; *O. nitens*, STEFANIAK et SENICZAK, 1981), mais dans les tests de choix effectués avec des souches pures de champignons, aucun mycélium de Basidiomycète n'a été offert à ces animaux.

Pour faire la synthèse des observations effectuées sur les Oribates, on peut remarquer la différence de régime alimentaire entre *Platynothrus pelifer* (ou *Adoristes ovatus*, qui en

TABLEAU I

Microstratification, caractères qualitatifs des couches

(+++ = dominant dans la couche considérée; ++ = abondant, mais non dominant; + = présent mais peu abondant)

Couches Horizons	Epaisseur (cm)	Transition	Mousse	Aiguilles	Champi- gnons	Mycorrhizes	Déjections	Matière organique amorphe	Sable	Taches de fer
L ₁	3	FLOUE	+++ vivante	+ Brunes entières						
L ₂	2		++ Morte	++ Noires entières						
F ₁	1	FLOUE		+++ Fragments	++		+			
F ₂	1			++ Fragments		+	++			
H ₁	0,5	NETTE		+ Fragments		+	+++			
(H ₂)	0,5						+	+++	++	
A ₁₁	1 à 4	NETTE						++	++	
A ₁₂									+++	+

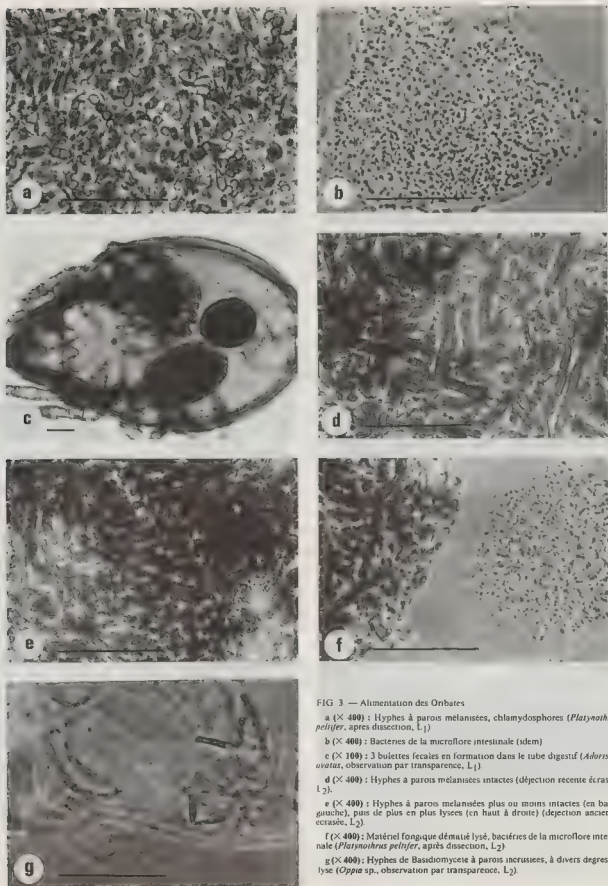


FIG 3 — Alimentation des Orbates

a ($\times 400$) : Hyphes à parois melanisées, chlamydospores (*Platynothis peltifer*, après dissection, L₁)

b ($\times 400$) : Bactéries de la microflore intestinale (idem)

c ($\times 100$) : 3 bulettes fécales en formation dans le tube digestif (*Adoristes ovatus*, observation par transparence, L₁)

d ($\times 400$) : Hyphes à parois melanisées intactes (déjection récente écrasée, L₂)

e ($\times 400$) : Hyphes à parois melanisées plus ou moins intactes (en bas à gauche), puis de plus en plus lysées (en haut à droite) (déjection ancienne écrasée, L₂)

f ($\times 400$) : Matériel fongique dématé lysé, bactéries de la microflore intestinale (*Platynothis peltifer*, après dissection, L₂)

g ($\times 400$) : Hyphes de Basidiomycète à parois incrustées, à divers degrés de lyse (*Oppia* sp., observation par transparence, L₂)

diffère peu) et *Oppia* sp.. Le premier groupe, formé d'animaux de grande taille, ingère les hyphes à parois mélanisées du mycélium saprophyte tapissant la surface des fragments végétaux (mousse, aiguilles de pin, folioles de fougère, etc.), hyphes de 4 à 5 µm de large, à parois résistantes. Le second groupe, formé d'animaux beaucoup plus petits, ingère les hyphes hyalines, de 3 µm de large, du mycélium extramycorhizien qui emballage lâchement l'ensemble des fragments en décomposition avancée, y compris les déjections animales au niveau de la couche L₂ (ce mycélium est encore plus développé au niveau de la couche F₁, voir tableau 1). Ces observations confortent en un sens les déductions de WALLWORK (1958) relativement au lien entre la taille de chélicères (donc la taille des individus) et la texture des éléments fragmentés par ces pièces buccales.

Cependant, on peut s'interroger sur le régime alimentaire strictement mycophage des individus observés de *Platynothrus peltifer*. Cette espèce est considérée comme non-sélective par plusieurs auteurs l'ayant observée soit dans la nature (analyse de contenus intestinaux, PANDE et BERTHET, 1973; ANDERSON, 1975; BEHAN-PELLETIER et HILL, 1983), soit dans des expériences de choix en laboratoire (HARTENSTEIN, 1962 a). Les observations de PANDE et BERTHET (1973) portent sur une pinède de *Pinus nigra* où ils ont observé des individus perforant les aiguilles en décomposition (sans toutefois pénétrer à l'intérieur). Les observations de BEHAN-PELLETIER et HILL (1983), quoique portant sur une tourbière à sphagnum, indiquent la présence de pollen de confère, de fragments de mousses et de «restes» (?) de plantes supérieures dans les tubes digestifs de ces animaux. HARTENSTEIN (1962 a) indique que dans ses tests *Platynothrus peltifer* ingère des feuilles ou des aiguilles (à condition qu'elles soient en décomposition) mais préfère les champignons. ANDERSON (1975) a observé au cours de l'année différentes proportions de matériel fongique, foliaire (châtaignier) et amorphe, mais jamais de contenu strictement fongique. LITTLEWOOD (1969) a observé comme un actif mangeur d'algues unicellulaires, mais dans des expériences où ces algues étaient la seule source de nourriture. On peut déduire de ces données éparées que *Platynothrus peltifer* délaisse la litière fraîchement tombée et ingère de la litière dans la mesure où celle-ci est abondamment envahie par des champignons. Mis en présence de diverses sources de nourriture, il préfère cependant les champignons. Dans le cas présent, le seul niveau où cette espèce peut trouver des aiguilles à sa convenance est le niveau L₂, où précisément l'espèce est quasiment absente (reste à expliquer cette absence). En L₁, elle ne trouve donc comme aliment que des hyphes de champignons, essentiellement les hyphes des mycéliums dématés qui commencent à tapisser les aiguilles et les feuilles de mousse.

B — ENCHYTRÉIDES

Dans la couche L₁, où les Enchytréides, bien que minoritaires, sont cependant présents, les fragments de feuilles de *Pseudoscleropodium purum* constituent une part du contenu intestinal (Fig. 4 a). Mais on trouve également des hyphes fongiques mélanisés, en longs fragments non coupés (Fig. 4 b). Ces hyphes ont été seulement arrachées, sans être sectionnées (absence de pièces buccales dures). Il est à remarquer qu'elles apparaissent vides au contraste de phase, comme chez les Oribates, même si les parois semblent intactes. On trouve aussi des grains de pollen de pin (Fig. 4 c). Le régime alimentaire de ces animaux, bien que majoritairement bryophage, s'avère donc plus composite que celui du groupe précédent. Il englobe en fait les ressources utilisées par les Oribates de grande taille (hyphes à parois mélanisées de 4 à 5 µm de large), en lui préférant toutefois le matériel

bryal frais apparemment délaissé par les Oribates, ainsi que des compléments divers tels que les grains de pollen, également délaissés par les Oribates. Une microflore intestinale sous forme de nuages bactériens isolés dans les différents métamères (Fig. 4 d) est présente, quoique de manière non constante chez tous les individus.

Dans la couche L₂, qui est le niveau où les Enchytréides dominent largement le peuplement animal, le régime alimentaire est encore plus composite, en relation avec la multiplicité des micro-habitats de ces animaux : on en trouve en grande quantité entre les feuilles compactées des tiges feuillées de mousse en décomposition (micro-biotopes essentiellement caractérisés par un abondant feutrage mycélien), dans les creux des aiguilles de pin collapsées, et parfois même à l'intérieur (on peut en observer certains pénétrant dans l'aiguille après avoir perforé l'ensemble épiderme-hypoderme, les traces de morsures ou de déchirures sont également très fréquentes), entre le bois et l'écorce des branches tombées, dans la zone d'accumulation de résine.

Le matériel fongique est abondant et divers. On peut trouver des hyphes hyalines et mélanisées, vides (Fig. 5 a). Les hyphes hyalines présentent toujours un aspect flou correspondant à une lyse de leurs parois (chitino-lyse). Il faut remarquer ici que, dans les études en microscopie photonique sur le contenu de tubes digestifs ou les déjections des animaux du sol, on a souvent tendance à déduire de l'abondance des hyphes mélanisés une préférence pour les champignons Dématés. Or, il faut bien reconnaître que l'on n'observe que ce qui n'a pas ou incomplètement été digéré par l'animal. Il est probable que l'ingestion d'hyphes hyalines est largement sous-estimée lorsque l'on utilise un microscope photonique, surtout sans contraste de phase, car une grande partie est digérée. Dans un travail précédent portant sur un Collembole mycophage élevé sur des souches pures de champignons (PONGE et CHARPENTIER, 1981), il avait été observé une lyse complète des hyphes hyalines dans les déjections.

Les hyphes mélanisées ont la plupart du temps des parois intactes, mais on rencontre parfois des perforations (Fig. 5 b). Il s'agit probablement dans ce cas de perforations réalisées par des bactéries avant ingestion par l'animal. Ces figures ressemblent aux modalités d'attaque des champignons par les bactéries du sol décrites par OLAH *et al.* (1978). Ici se pose la question de savoir si les Enchytréides, et plus précisément l'espèce *Cognettia sphagnetorum*, sont capables de lyser les parois mélanisées. La lyse du cytoplasme, ainsi que des parois hyalines, est certaine, et ceci a été démontré en microscopie électronique à transmission chez une autre espèce, *Fridleria striata*, par TOUTAIN *et al.* (1982). En ce qui concerne les hyphes à parois mélanisées, le présent travail ne montre pas de figures de lyse. Le travail cité précédemment montre, en ce qui concerne ces mêmes hyphes, une disparition de la couche interne transparente — ce qui ne peut pas être mis en évidence en microscopie photonique — mais une persistance de la strate mélanisée. Il est cependant intéressant d'observer le cas des spores. Dans le présent travail, on rencontre plusieurs individus transportant des spores mélanisées de *Sphaeropsis sapinea* (*). Ces spores ont été ingérées et la comparaison entre le matériel transporté sur le tégument et le matériel observé par transparence dans le tube digestif montre le degré d'attaque des parois. La figure 5 c montre des spores à parois intactes, épaisses, ornées sur la face interne (SUTTON, 1980). Dans le tube digestif, ces mêmes spores présentent divers degrés de lyse (Fig. 5 d). Les plus lysées présentent une disparition de la paroi, avec rassemblement de la mélanine en amas, sembla-

(*) Détermination effectuée par M. MOREL (CNR-INSRA Champenoux), qui a bien voulu me remettre parties concernées.

bles à ce qui a été observé par REISINGER (1972) sur les conidies de *Dendryphiella vinosa* après une deuxième ingestion par l'Acarien *Tyrophagus putrescentiae*. Dans le cas de ces spores de grande taille, l'attaque des parois mélanisées est donc manifeste, même au microscope photonique.

Un autre aliment recherché, semble-t-il, par les Enchytréides à ce niveau, est la résine (Fig. 5 e). Cette résine renferme souvent des cristaux prismatiques à base rhomboédrique de nature inconnue. Chez les individus vivant, au moment du prélèvement, entre le bois et l'écorce, dans la zone d'accumulation de la résine, cet aliment remplit souvent la totalité de l'intestin, qui présente sa forme en zig-zag caractéristique (Fig. 5 f). Cette forme du contenu digestif est responsable de l'aspect en chapelet des amas de déjections d'Enchytréides, très différent de ce que l'on observe chez les autres groupes. La valeur alimentaire de cette résine reste à préciser, aucune lyse n'étant visible. Peut-être est-elle seulement une source d'éléments minéraux.

Le matériel végétal est présent (Fig. 6 a). On peut retrouver des éléments vasculaires du pin sylvestre comme dans la présente illustration (trachéides réticulées du protoxylème), mais aussi des fragments de l'ensemble épiderme + hypo-

derme. Ces éléments sont, ne l'oublions pas, des restes non digérés qui indiquent seulement, dans le premier cas, que les tissus internes ont été ingérés. L'absence de structures pariétales non lignifiées laisse supposer une digestion des parois celluloseuses. Cependant, il ne faut pas oublier qu'au stade où se trouvent les aiguilles dans la couche L₂, l'attaque des tissus internes par les champignons est très poussée, aboutissant souvent, comme avec *Verticillium trifidum*, à une lyse totale du mésophylle et du tissu de transfusion (PONGE, 1985), seules les parois lignifiées restant intactes. Ceci n'est alors pas le fait de l'Enchytréide.

Il est fréquent de rencontrer également dans le tube digestif, des déjections d'Oribates, dont seront présentés ici deux types. L'un reforme des éléments fongiques mélanisés en voie de lyse mais encore reconnaissables (Fig. 6 b), l'autre une matière organique brune, amorphe, fortement compactée (Fig. 6 c). Ces deux cas correspondent à des stades d'évolution de la matière organique dans les déjections d'Oribates. Là encore, il n'est pas possible de reconnaître l'état initial de ces mêmes déjections, cependant on peut penser qu'une seconde ingestion par un Enchytréide non seulement accroît le degré de décomposition du matériel fongique mais aussi renouvelle la flore bactérienne en la rajeunissant (voir à ce

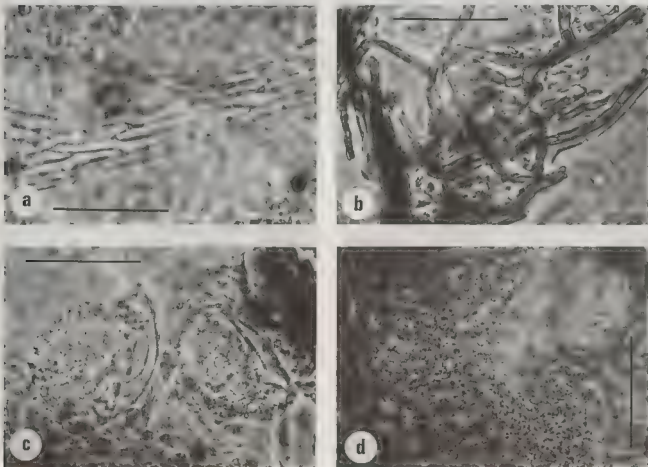


FIG. 4. — Alimentation des Enchytréides dans la couche L₁

- a (× 400) : Fragment de feuille de mousse (observation par transparence)
- b (× 400) : Hyphes à parois mélanisées, en longs fragments (idem)
- c (× 400) : Grains de pollen de pin, collapsés (idem)
- d (× 400) : Microflore intestinale (idem)

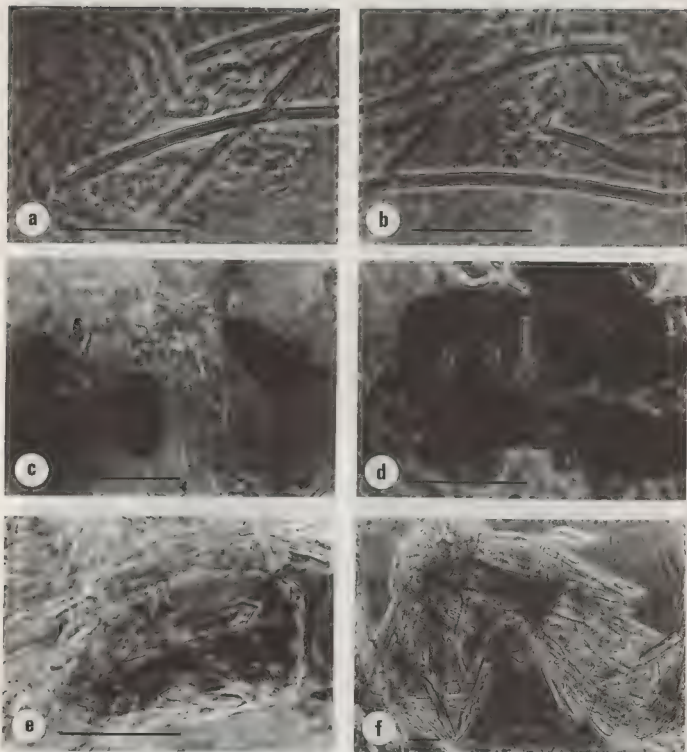


FIG. 5. — Alimentation des Enchytréides dans la couche L₂

a ($\times 400$) : Hyphes mélanisées à parois intactes (observation par transparence)

b ($\times 400$) : Hyphes mélanisées à parois percées par des bactéries (idem)

c ($\times 400$) : Spores mélanisées de *Sphaeropsis sapinea*, adhérant au tegument et à parois intactes (idem)

d ($\times 400$) : Les mêmes spores, dans l'intestin, à parois en voie de lyse (idem)

e ($\times 400$) : Fragment de résine, avec cristaux (idem)

f ($\times 100$) : Intestin rempli de résine avec cristaux, montrant sa forme en zig-zag

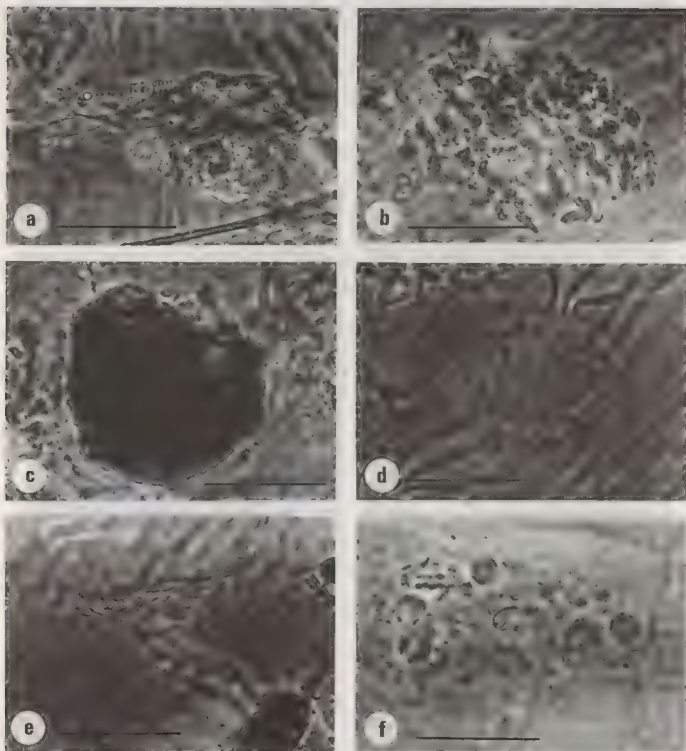


FIG. 6. — Alimentation des Enchytréides dans la couche L₂ (suite)

a (× 400) : Fragments de trachéides réticulées du protoxyleme de pin sylvestre (observation par transparence)

b (× 400) : Déjection d'Oribate ingérée, matériel fongique lysé (idem)

c (× 400) : Autre déjection d'Oribate, matière brune amorphe (idem)

d (× 400) : Typhloque de *Trinema*, en voie de lyse (idem)

e (× 400) : Microflore intestinale (idem)

f (× 400) : Algues unicellulaires, intactes (légère opacité du cytoplasme) et lysées (transparentes), remarquer l'encapuchonnement par les bactéries de la microflore intestinale (idem)

dernier sujet les expériences de HANLON et ANDERSON, 1979), permettant ainsi à l'attaque de se poursuivre. Le rassemblement de la mélanine en une masse amorphe sans microflores visible semble cependant se rapporter à un autre type d'évolution, correspondant peut-être à un blocage de la matière organique sous une forme difficilement dégradable par les bactéries (voir à ce propos les expériences de WEBB, 1977).

Les Thécamoebiens, fréquents dans la couche L₂ (PONGE, 1985), sont également ingérés par les Enchytréides. On peut observer des phénomènes de destruction de certaines thèques, par exemple chez les *Trinema* (*) (Fig. 6 d).

La microflore intestinale (Fig. 6 e) est abondante chez tous les individus de la couche L₂ (contrairement à la couche L₁) et variée. Trois types morphologiques ont été observés (coques, bacilles droits, bacilles incurvés), pouvant cohabiter chez un même individu, mais dans des métamères différents.

Il est intéressant de repérer le comportement de cette microflore dans le cas de l'ingestion d'algues unicellulaires (fig. 6 f). Il s'agit d'un matériel très difficile à digérer par les animaux de la faune du sol, passant souvent intact à travers le tube digestif (voir TOUTAIN *et al.*, 1982 pour les Enchytréides, KILBERTUS et VANNIER, 1979 pour les Collembolus).

On peut voir dans le présent matériel des amas de bactéries de la microflore intestinale se rassembler autour des cellules d'algues, certaines étant encore intactes, ayant gardé leur cytoplasme qui apparaît légèrement opaque au contraste de phase, d'autres étant vidées de leur contenu cytoplasmique et ayant perdu leur turgescence.

Pour synthétiser les présentes observations sur les Enchytréides, on peut remarquer l'extrême variété des substrats ingérés : mousse verte, champignons (hyphes et spores), matériel végétal, pollen, déjections d'Oribates, Thécamoebiens, algues, résine. Des travaux ont été effectués sur l'alimentation des Enchytréides. Ceux de O'CONNOR (1967), DASH et CRAGG (1972), LATTER et HOWSON (1978), TOUTAIN *et al.* (1982) montrent le haut degré de polyphagie des Enchytréides, à l'intérieur d'une même espèce et souvent même d'un seul individu, bien que des préférences existent lorsque l'on autorise un choix à l'animal (LATTER et HOWSON, 1978). Les travaux de SPRINGETT et LATTER (1977), portant exclusivement sur des choix entre des souches pures de microorganismes, bactéries et champignons, montrent que *Cognettia sphagnetorum* délaisse les bactéries, qui ne conviennent d'ailleurs pas comme substrat nutritif dans les expériences d'élevage, qu'elle choisit certains groupes de champignons plutôt que d'autres et qu'elle préfère les colo-

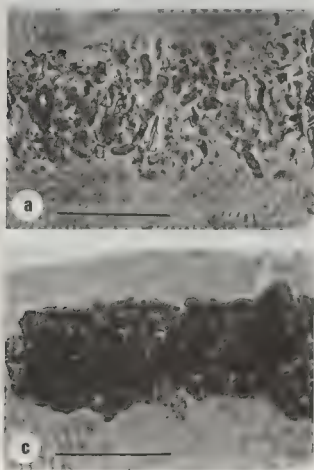


FIG. 7. — Alimentation des Collembolus

a (×400) : Matériel fongique lysé et bactéries (*Portisotoma notabilis*, observation par transparence, L₁)

b (×400) : Idem (*Isotomella minor*, idem, L₂)

c (×400) : Spores mélanisées profondément lysées et bactéries (*Lepidocyrtus lanuginosus*, idem, L₂)

(*) Détermination effectuée par Mme M.M. COUTEAUX, Chargée de Recherches au CNRS, Laboratoire d'écologie générale, Brunoy

nies sénescences aux colonies jeunes. Les présentes observations montrent que, malgré ces préférences sans doute réelles, la polyphagie est la caractéristique principale de ce groupe par rapport à tous les autres qui ont été observés. Il est cependant remarquable que les feuilles de mousse, ingérées au niveau L₁, sont totalement délaissées au niveau L₂. On peut émettre plusieurs hypothèses à ce sujet. Soit elles sont ingérées dans la couche L₁ parce qu'il n'y a rien d'autre à ce niveau (mais pourquoi alors des individus grimpent-ils jusqu'à ce niveau qui leur convient pourtant moins bien du point de vue de l'humidité ?), soit elles sont un aliment recherché par les Enchytréides lorsqu'elles sont vertes mais délaissées lorsqu'elles ont été attaquées par la microflore. Il convient de préciser que l'attaque par la microflore se fait le plus souvent par l'extérieur, sans pénétration d'hyphes dans les cellules (PONGE, 1985). Ces dernières sont donc vidées sans qu'il y ait fabrication de cytoplasme fongique à l'intérieur (voir à ce sujet les observations en microscopie électronique de KILBERTUS *et al.*, 1970; KILBERTUS, 1973), contrairement à ce qui se passe dans les aiguilles de pin.

C — COLLEMBOLLES

Les 3 espèces de Collembolles dont le contenu du tube digestif a pu être étudié (Fig. 7 a, 7 b et 7 c) contiennent des éléments fongiques lysés ainsi que de nombreuses bactéries, non pas distinctes du bol alimentaire comme dans le cas des microflores intestinales décrites chez les Oribates et les Enchytréides, mais faisant partie de lui. Il s'agit vraisemblablement de bactéries ingérées en même temps que le matériel fongique. *Parisotoma notabilis* (Fig. 7 a) et *Isotomiella minor* (Fig. 7 b) montrent des fragments d'hyphes mélangés encore reconnaissables, mais l'observation présentée ici sur *Lepidocyrtus lanuginosus* (Fig. 7 c) correspond à un amas de spores brunes profondément lysées, tendant à former une masse amorphe proche de ce qui avait été observé dans une déjection d'Oribate ingérée par un Enchytréide (voir ci-dessus). Il ne s'agit pas d'opérer une distinction entre ces 3 espèces, le même type de contenu pouvant se retrouver partout. Dans tous les cas, on peut noter l'association matériel fongique profondément lysé-bactéries. L'hypothèse explicative est qu'il s'agit dans tous les cas de matériel pris dans des déjections animales. Cette hypothèse pour expliquer l'abondance de la matière organique amorphe dans les tubes digestifs de Collembolles a déjà été émise par des chercheurs ayant étudié leur alimentation (POOLE, 1959; CHRISTIANSEN, 1964, et surtout KNIGHT, 1976 qui a bien observé l'état de décomposition avancée du matériel fongique). D'autres chercheurs ont simplement décrit l'existence d'une grande quantité d'«humus» ou de «matériel amorphe» ou bien encore de «matériel fin indifférencié» (KNIGHT et ANGEL, 1967; BÖDVARSSON, 1970; GILMORE et RAFFENSPERGER, 1970; MAC MILLAN et HEALEY, 1971; HÅGVAR et KJØNDAL, 1981). Reste encore à connaître la nature de ces déjections animales. Les déjections animales dont le volume total est le plus grand (au niveau L₂) sont les déjections de Lombrics (provenant du pic d'activité de la fin de l'hiver et du printemps précédent), les seules dont le volume a pu être mesuré, puis viennent les déjections d'Enchytréides et d'Oribates, les déjections de Collembolles étant très peu abondantes. En L₁, on ne trouve que des déjections d'Oribates, en très petite quantité. Les déjections d'Oligochètes renferment toujours une part de matériel végétal (pin ou mousse) peu transformé, des exines de pollen, etc. que l'on devrait retrouver, même fragmentés, dans les tubes digestifs des Collembolles. Or le matériel ici semble essentiellement fongique. L'hypothèse la plus vraisemblable est que ces animaux ont ingéré des déjections d'Oribates. Celles-ci seraient dilacérées par les pièces buccales, contrairement aux Enchy-

tréides qui les avalent tout rond, c'est pourquoi elles perdraient leur forme caractéristique. Il s'agit là cependant de considérations hypothétiques et il serait souhaitable que la suite de ce travail permette de faire des observations plus concluantes quant à l'origine du matériel ingéré par les Collembolles.

D — LARVES DE DIPTÈRES

Deux familles ont pu être étudiées, les Sciaridae et les Chironomidae, les Cecidomyidae ayant des pièces buccales de type suceur ne présentant pas d'éléments figurés dans leur tube digestif (HEALEY et RUSSEL-SMITH, 1971).

1. SCIARIDAE

Dans la couche L₁, le contenu du tube digestif est quasi exclusivement formé de feuilles de mousse, mêlées à des grains de pollen de pin et des hyphes fongiques mélangées correspondant à la microflore des tiges feuillées à ce niveau (Fig. 8 a). Les cellules des feuilles apparaissent vides au contraste de phase (Fig. 8 b), contrairement aux feuilles vivantes qui caractérisent ce niveau. De même en ce qui concerne les hyphes mélangées (Fig. 8 c), vides mais à parois intactes. On remarquera que, comme chez les Enchytréides et bien que les Sciaridae aient des pièces buccales capables de sectionner, ce sont de longs filaments fongiques qui sont ingérés. Les grains de pollen de pin ont une exine intacte, ils sont apparemment avalés sans être fragmentés (Fig. 8 d). Ils sont également vides. C'est donc le cytoplasme cellulaire (d'origine variée) qui est l'aliment essentiel des Sciaridae à ce niveau.

Dans la couche L₂, on ne trouve par contre pas de matériel muscinal. Ce sont les hyphes fongiques qui constituent l'essentiel du matériel ingéré. Des hyphes à parois incrustées du mycélium extra-mycorhizien sont présentes (Fig. 8 e) mais, contrairement à ce qui avait été observé chez les *Oppia*, aucune figure de lyse des parois n'est visible. La fréquence des Basidiomycètes dans les tubes digestifs de Sciaridae a été signalée par HEALEY et RUSSEL-SMITH (1971). C'est donc toujours le cytoplasme qui est seul pris en compte.

Les présentes observations concordent avec celles de HEALEY et RUSSEL-SMITH (1971), le matériel phanérogamique ingéré (feuilles de chêne ou de hêtre) étant ici remplacé par les feuilles de mousse. Les auteurs cités ci-dessus n'ont apparemment pas observé le degré d'attaque des parois végétales fongiques, ni le devenir du cytoplasme. Cependant les illustrations photographiques de leur article montrent un matériel aux parois intactes. Il est à noter que les Sciaridae sont apparemment le seul groupe, parmi ceux qui sont présents dans le prélèvement étudié, à ne pas lyser les parois chitineuses des hyphes hyalines.

2. CHIRONOMIDAE

L'alimentation de ce groupe est tout à fait différente. Dans la couche L₁, on ne trouve pas de feuilles de mousse dans leur tube digestif, mais uniquement du matériel fongique; la figure 8 f montre un amas d'hyphes hyalines compactées et aux parois en voie de lyse. Dans la couche L₂, on trouve une matière organique brune difficilement reconnaissable, à part quelques fragments pouvant provenir de champignons (Fig. 8 g). Ce matériel fait penser à ce qui a été observé chez les Collembolles ainsi que ce que l'on trouve dans les vieilles

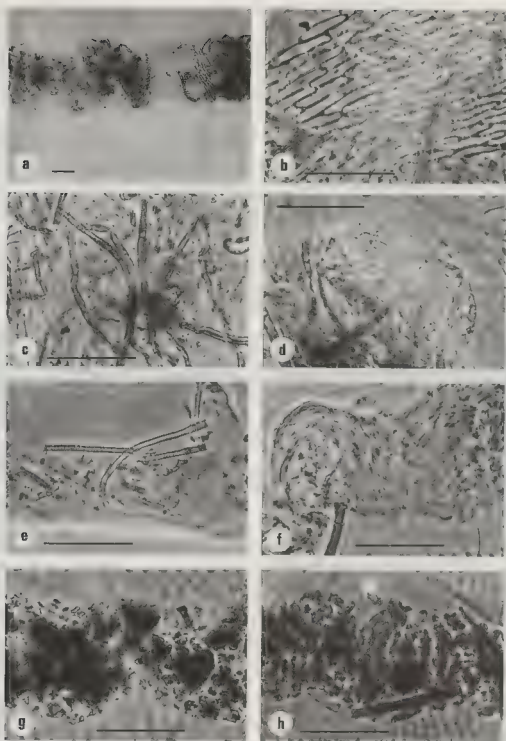


FIG. 8. — Alimentation des larves de Diptères

a ($\times 100$) : Contenu du tube digestif, surtout feuilles de mousse (Sciariidae, observation par transparence, L₁)

b ($\times 400$) : Débris, feuilles de mousse, cellules vides (idem)

c ($\times 400$) : Hyphes mélanisées à parois intactes (idem)

d ($\times 400$) : Grain de pollen de pin

e ($\times 400$) : Hyphes du mycélium de Basidiomycète à parois incrustées, parois intactes (idem, L₂)

f ($\times 400$) : Amas d'hyphes hyalines serrées, à parois en voie de lyse (Chironomidae, L₁)

g ($\times 400$) : Matière brune amorphe, à part quelques fragments d'hyphes mélanisées encore reconnaissables (idem, L₂)

h ($\times 400$) : Matériel fongique profondément lysé, à part un fragment à parois intactes (idem)

déjections d'Oribates. Il s'agit probablement encore d'un phénomène de coprophagie. Cependant, un seul individu seulement a pu être examiné dans la couche L₂, ce qui ne permet pas de dire que tel est le régime alimentaire de ce groupe.

A l'appui de la thèse de la coprophagie, la figure 8 h montre des fragments de parois fongiques mélangées encore reconnaissables bien que très transformées et un fragment tout à fait intact. La lyse est donc antérieure à l'ingestion par l'animal, puisque, sinon, ce fragment aurait dû également être lysé. Il s'agissait sans doute d'un élément mycélien adhérent à la déjection et avalé par hasard.

Les observations de HEALEY et RUSSEL-SMITH (1971) et DELETTRE (1983) montrent qu'une fraction notable de leur alimentation est formée d'«humus», qu'il faut sans doute considérer comme des éléments organiques profondément transformés sous l'influence de la microflore, après ingestion par un animal (ou sans ingestion comme dans un mor). L'ingestion d'«humus» correspond donc presque toujours à la coprophagie.

VI — RELATIONS TROPHIQUES ET HABITAT

La figure 9 tente de visualiser les résultats portant sur les 4 principaux groupes, Enchytréides, Oribates, Collemboles et larves de Diptères (Sciariidae uniquement) et les 3 principales ressources utilisées par la faune (mousse, aiguilles, mycélium). La mousse n'est consommée qu'en L₁, par les Enchytréides et les Sciariides, elle a semble-t-il perdu toute valeur nutritive en L₂ et n'est plus consommée. Au contraire, les aiguilles ne constituent pas une ressource en L₁, où elles sont pourtant déjà fortement attaquées par la microflore, mais par une microflore jeune (PONGE, 1984). En L₂, où la microflore fongique interne des aiguilles entre dans une phase de sénescence, les aiguilles sont ingérées par les Enchytréides et les Lombrics (présents par leurs déjections au moment du prélèvement). L'action des Enchytréides (morsures, pénétrations) provoque d'ailleurs un rajeunissement de la microflore, grâce au transport de germes bactériens et d'algues à l'intérieur même des aiguilles.

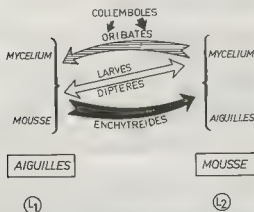


FIG. 9. — Schéma récapitulatif des relations entre les trois principales ressources trophiques des couches étudiées, les trois principaux groupes de la mésofaune et leur habitat.

Le mycélium est ingéré par tous les groupes, mais les Collemboles, ainsi que les Chironomides probablement, ne s'en nourrissent qu'indirectement, après ingestion préalable par un autre animal (coprophagie). Il faut ajouter que le mycélium de Basidiomycètes extramycorhizien, en phase de croissance dans la couche L₂, est relativement peu ingéré alors qu'il est dominant (PONGE, 1985). Seuls les *Oppia* en font leur aliment essentiel, les Sciariides l'incorporent seulement en partie à leur régime. D'une manière générale, et de nombreux travaux déjà cités le démontrent, il semble que la microflore fongique jeune (colonies en phase de croissance) ne puisse être assimilée par la faune, ou soit même carrément toxique (ceci est souvent signalé pour les Basidiomycètes, voir à ce sujet outre les travaux déjà cités PARKINSON *et al.*, 1977 et 1979).

En ce qui concerne l'habitat, il serait un peu trop facile de considérer qu'il n'est qu'un décalque de la répartition spatiale des ressources utilisables par chaque groupe. Si les Enchytréides sont surtout présents en L₂, où les aiguilles sont à un stade de décomposition les rendant comestibles, l'observation des individus présents en L₁ montre que ce groupe est parfaitement capable de s'attaquer aux feuilles de mousse, en abondance à ce niveau. Au contraire, les Oribates dont le régime est essentiellement mycophagique (ici), sont peu représentés en L₂, qui est pourtant le niveau le plus riche en hyphes aériens.

Il faut réfléchir sur ces décalages entre niche trophique et niche spatiale. Les Enchytréides sont très sensibles au dessèchement et leurs mouvements verticaux sont essentiellement conditionnés par les variations d'humidité (SPRINGETT *et al.*, 1970 ; ABRAHAMSEN, 1971 ; DASH et CRAGG, 1972). Leur faible colonisation de la couche L₁ peut s'expliquer par cette sensibilité. Par contre, la quasi-absence de l'Oribate *Platynothrus peltifer* en L₂ ne s'explique pas a priori par des considérations écophysiologiques : si cette espèce peut supporter les conditions de sécheresse relative de la couche L₁, elle devrait cependant être attirée par des biotopes plus humides (sur l'hygrophilie de *P. peltifer* et son explication anatomo-physiologique, voir MADGE, 1964), comme en L₂. On peut faire intervenir de très nombreuses hypothèses pour expliquer ce phénomène, mais deux peuvent être plus particulièrement retenues : soit un effet répulsif du mycélium de Basidiomycète extra-mycorhizien, soit un effet répulsif ou simplement une gêne causée par l'intense activité des Enchytréides en L₂. *Cognettia sphagnetorum* est en effet en phase de multiplication asexuée par fragmentation à cette saison, lorsque les conditions ne sont pas trop sèches comme cette année-là (STANDEN, 1973).

Si l'on compare les régimes alimentaires observés à ce que l'on sait du comportement général des espèces et des groupes étudiés, on constate que les animaux n'occupent en général qu'une partie de leur niche trophique potentielle. Cela est particulièrement vrai pour *Platynothrus peltifer* qui, bien que potentiellement capable d'ingérer des aiguilles de pin comme cela est observé par ailleurs, ne le fait pas ici, du fait de son cantonnement en L₁, où celles-ci ne sont pas à un stade de décomposition assez avancé. Il semble que la polyphagie, phénomène typique des animaux saprophages du sol (voir l'ensemble des travaux cités concernant le régime alimentaire), permette à chaque espèce ou à chaque groupe d'adapter son régime alimentaire aux ressources trophiques du micro-biotope que les contraintes écophysiologiques et biotiques (répulsion, compétition, prédation) lui imposent d'occuper à un moment donné.

Une deuxième remarque s'impose lorsque l'on compare entre eux les régimes alimentaires de groupes différents. Il semble à première vue que le degré de polyphagie s'accroisse avec la taille des animaux. Si les Oribates, et en particulier ceux du genre *Oppia*, présentent des tubes digestifs unique-

ment remplis d'hyphes de champignons, cela n'est jamais le cas pour les groupes de plus grande taille (Enchytréides, larves de Diptères, Lombrics). L'explication peut sembler évidente, car un animal de grande taille ingère des fragments qui, lorsqu'on les étudie à une échelle fine, s'avèrent être de véritables microcosmes, mais pour l'animal ne constituent qu'un seul et unique aliment. Cela est le cas pour les fragments de mousse ingérés par les larves de Sciarides ou les Enchytréides en L₁. La polyphagie est alors une fausse-polyphagie, une illusion d'optique si l'on peut dire, car les animaux peuvent effectuer un choix très strict. On remarquera que les larves de Sciarides, bien que de taille comparable aux Enchytréides et ingérant des aliments composés tels les fragments de mousse, n'ingèrent dans le prélèvement étudié aucun fragment provenant du pin sylvestre (aiguilles, résine). Il s'agit bien là d'un choix, contrairement aux Enchytréides.

Il est bien difficile, après l'exposé qui vient d'être fait de parler de «partage des ressources» dans le biotope étudié. La notion qui est sous-tendue par le terme «partage» est l'existence d'une relation bijective entre l'ensemble des ressources alimentaires et les groupes animaux en présence. Ceci a pour corollaire, d'une part, une séparation de niche totale entre les groupes, au point de vue trophique, d'autre part une exploitation totale des ressources à un moment donné. Nous avons vu que le premier corollaire ne pouvait pas se réaliser, d'une part à cause des différences de taille entre les groupes d'animaux, d'autre part à cause de la polyphagie bien réelle de certains groupes (comme ici les Enchytréides et les Lombrics étudiés par leurs déjections, PONGE, 1985) dont la niche trophique englobe celle d'autres groupes plus petits (Oribates, Collembolles) ou plus spécialisés (Sciarides). Le second corollaire ne peut pas se réaliser, ou du moins pas en permanence, car les prédateurs exercent sur les effectifs des saprophages et microherbivores une pression qui les maintient en deçà du niveau correspondant à l'exploitation totale des ressources. Mais ceci est un autre sujet d'étude.

VII — CONCLUSIONS

On peut retenir de cette étude, qui est loin d'être achevée toutefois, un certain nombre de remarques permettant d'envisager une meilleure compréhension de l'utilisation des ressources alimentaires par les animaux du sol :

- toutes les ressources présentes (c'est-à-dire en général tous les éléments comportant une fraction notable de matière organique) ne sont pas utilisées avec la même intensité, d'où des accumulations différentielles : c'est le cas, au niveau macroscopique, des aiguilles de pin encore peu décomposées (couche L₁) et des parties mortes des pieds feuillés de mousse (couche L₂) et au niveau microscopique, des parois vides des hyphes mélanisées.

- plutôt qu'un modèle alimentaire attribuant à chaque groupe l'utilisation d'un type de ressource déterminé et bien distinct d'un groupe à l'autre, il faudrait envisager l'existence de niveaux trophiques emboîtés, liés à la taille des éléments ingérés, et renfermant des niches largement chevauchantes.

- le régime alimentaire de chaque espèce prise isolément est susceptible d'une grande plasticité. Cette faculté d'adaptation que l'on peut désigner par le terme de polyphagie, est absolument indispensable pour la survie dans des conditions changeantes (température, humidité, apports par la litière ou les pluielessivats) mais où les possibilités de déplacement sont limitées.

Les conditions particulières du sol rendent donc nécessaire une révision des idées reçues en matière de partage des ressources et nécessitent donc, pour la satisfaction des esprits

avides de synthèse, la conception de modèles théoriques adaptés à ce milieu particulier.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAMSEN (G.), 1971. — The influence of temperature and soil moisture on the population density of *Cognettia sphagnetorum* (Oligochaeta : Enchytraeidae) in cultures with homogenized raw humus. *Pedobiologia*, 11 : 417-424.
- ANDERSON (J.M.), 1975. — Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *Journal of Animal Ecology*, 44 : 475-495.
- ANDERSON (J.M.), 1978 a. — Inter- and intra- habitat relationships between woodland and Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats. *Oecologia* (Berlin), 32 : 341-348.
- ANDERSON (J.M.), 1978 b. — Competition between two unrelated species of soil Cryptostigmata (Acari) in experimental microcosms. *Journal of Animal Ecology*, 47 : 787-803.
- ANDERSON (J.M.) et HEALEY (J.N.), 1970. — Improvements in the gelatine embedding technique for woodland soil and litter samples. *Pedobiologia*, 5 : 108-120.
- ARPIN (P.), KILBERTUS (G.), PONGE (J.F.) et VANNIER (G.), 1980. — Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. In *Actualités d'écologie forestière*, éd. P. PES-SON. Gauthier-Villars, Paris, 87-150.
- BABEL (U.), 1971. — Gliederung und Beschreibung des Humus profils in mitteleuropäischen Wäldern. *Gedgerma*, 5 : 297-324.
- BABEL (U.), 1972. — *Moderprofile in Wäldern, Morphologie und Umsetzungsprozesse*. Hohenheimer Arbeiten 60. Stuttgart, Ulmer Publ.
- BEHAN-PELLETIER (V.M.) et HILL (S.B.), 1983. — Feeding habits of sixteen species of Oribates (Acari) from an acid peat bog, Glenamoy, Ireland. *Revue d'Ecologie et Biologie du sol*, 20 : 221-267.
- BÖDVARSSON (H.), 1970. — Alimentary studies of seven common soil-inhabiting Collembola of Southern Sweden. *Entomologica Scandinavica*, 1 : 74-80.
- BRUN (J.J.), 1978. — *Étude de quelques humus forestiers aérés acides de l'Est de la France, critères analytiques, classification morphogénétique*. Thèse de Doctorat d'État, Université de Nancy I, 129 p.
- CHRISTIANSEN (K.), 1964. — Bionomics of Collembola. *Annual review of Entomology*, 9 : 147-178.
- COLEMAN (D.C.) et MAC GINNIS (J.T.), 1970. — Quantification of fungus-small arthropod food chains in the soil. *Oikos*, 21 : 134-137.
- DASH (M.C.) et CRAGG (J.B.), 1972. — Ecology of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Canadian Rocky Mountain soils. *Pedobiologia*, 12 : 323-335.
- DELETTE (Y.R.), 1983. — Sur le régime alimentaire des larves de deux Chronomides (Diptera) des landes armoricaines. In *New Trends in Soil Biology. Proceedings of the VIIIth International Colloquium of Soil Zoology*. Louvain la Neuve (Belgique), 30/VIII-2/IX 1982, éd. P. LEBRUN. Université Catholique de Louvain, 616-617.
- DINSDALE (D.), 1974. — The digestive activity of a Pithracarid mite mesenteron. *Journal of Insect Physiology*, 20 : 2247-2260.
- FRANKLAND (J.C.), 1974. — Importance of phase-contrast microscopy for estimation of total fungal biomass by the agar-plate technique. *Soil Biology and Biochemistry*, 6 : 409-410.
- GILMORE (S.K.) et RAFF ENSPERGER (E.M.), 1970. — Foods ingested by *Tomocerus* spp. (Collembola, Entomobryidae), in relation to habitat. *Pedobiologia*, 10 : 135-140.

- HÅGVAR (S.) et KJØNDAL (B. R.), 1981. — Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. *Pedobiologia*, 22 : 385-408.
- HANLON (R. D. G.) et ANDERSON (J. M.), 1979. — The effects of Collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oecologia (Berlin)*, 38 : 93-99.
- HARTENSTEIN (R.), 1962 a. — Soil Oribatei. I. Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina). *Annals of the Entomological Society of America*, 55 : 202-206.
- HARTENSTEIN (R.), 1962 b. — Soil Oribatei. V. Investigations on *Platynothrus peltifer* (Acarina - Camusidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 55 : 709-713.
- HEALEY (I. N.) et RUSSEL-SMITH (A.), 1970. — Abundance and feeding preferences of fly larvae in two woodland soils. In *Organismes du sol et production primaire, Proceedings of the 14th Colloquium pedobiologiae*, Dijon (France), 14/IX-19/IX 1970 INRA, Paris, 177-191.
- HOEBEL-MÄVERS (M.), 1967. — *Funktion anatomische Untersuchungen aus Verdauungstrakt der Hornmilben (Oribatei)*. These de Doctorat d'Etat, Brunswick, 89 p.
- KILBERTUS (G.), 1973. — Étude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lussitanien en Lorraine. In *Nouveaux documents pour une étude intégrée en écologie du sol*. CNRS, Paris 35-147.
- KILBERTUS (G.), MANGENOT (F.) et REISINGER (O.), 1970. — Décomposition des végétaux. II. Étude aux microscopes électroniques de *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch. *Bulletin de l'École Nationale Supérieure Agronomique de Nancy*, 12 : 61-67.
- KILBERTUS (G.) et VANNIER (G.), 1979. — Microbial analysis and weight estimation of feces produced by four sympatric Collembola species in forest litter. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 16 : 169-180.
- KILBERTUS (G.) et VANNIER (G.), 1981. — Relations micro-flore-microfaune dans la grotte de Sainte-Catherine (Pyénées aréogènes). II. Le régime alimentaire de *Tomocerus minor* (Lubbock) et *Tomocerus problematicus* Cassagnau (Insectes Collembolés). *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 18 : 319-338.
- KNIGHT (C. B.), 1976. — Seasonal and microstratal dietary research on *Tomocerus* (Collembola) in two forested ecosystems of eastern North Carolina. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 13 : 595-610.
- KNIGHT (C. B.) et ANGEL (R. A.), 1967. — A preliminary study of the dietary requirements of *Tomocerus* (Collembola). *The American Midland Naturalist*, 77 : 510-517.
- KOWAL (N. E.) et CROSSLEY (D. A. Jr.), 1971. — The ingestion rates of microarthropods in pine mor, estimated with radioactive calcium. *Ecology*, 52 : 444-452.
- LATTER (P. M.) et HOWSON (G.), 1978. — Studies on the microfauna of blanket bog with particular reference to Enchytraeidae. II. Growth and survival of *Cognettia sphagnetorum* on various substrates. *Journal of Animal Ecology*, 47 : 425-448.
- LITTLEWOOD (C. F.), 1969. — A surface sterilisation technique used in feeding algae to Oribatei. In *Proceedings of the 2nd International Congress of Acarology*, Sutton Bonington, 1967, ed. G. O. EVANS. Hungarian Academy of Sciences, Budapest, 53-56.
- MAC BRAYER (J. F.) et REICHLER (D. E.), 1971. — Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrate populations. *Oikos*, 22 : 381-388.
- MAC MILLAN (J. H.) et HEALEY (I. N.), 1971. — A quantitative technique for the analysis of the gut contents of Collembola. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 8 : 295-300.
- MADGE (D. S.), 1964. — The water-relations of *Belba gemiculosa* Oudemans, and other species of Oribateid mites. *Acarologia*, 6 : 199-223.
- O'CONNOR (F. B.), 1967. — The Enchytraeidae. In *Soil Biology*, eds. A. BURGESS et F. RAW. Academic Press, London, 213-257.
- PANDE (Y. D.) et BERTHET (P.), 1973. — Studies on the food and feeding habits of soil Oribatei in a black pine plantation. *Oecologia (Berlin)*, 12 : 413-426.
- PARKINSON (D.), VISSER (S.) et WHITTAKER (J. B.), 1977. — Effects of Collembola grazing on fungal colonization of leaf litter. In *Soil organisms as Components of Ecosystems, Proceedings of the 14th International Soil Zoology Colloquium*, (ppsala (Suède), 21/VII-25/VII 1976, eds. U. LOHM et T. PERSSON *Ecological Bulletin* 25, Stockholm, 75-79.
- PARKINSON (D.), VISSER (S.) et WHITTAKER (J. B.), 1979. — Effects of Collembola grazing on fungal colonization of leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 11 : 529-535.
- PONGE (J. F.), 1984. — Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L₂ d'un moder sous pin sylvestre. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 21 : 161-187.
- PONGE (J. F.), 1985. — Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. II. La couche L₂ d'un moder sous *Pinus sylvestris*. *Pedobiologia*, 28 : 73-114.
- PONGE (J. F.) et CHARPENTIER (M. J.), 1981. — Étude des relations microflore-microfaune : expériences sur *Pseudosclerella alba* (Packard), Collembol mycophage. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 18 : 291-303.
- POOLF (T. B.), 1959. — Studies on the food of Collembola in a Douglas fir plantation. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 132 : 71-82.
- REISINGER (O.), 1972. — Contribution à l'étude ultrastructurale de l'appareil sporifère chez quelques hyphomycètes à paroi mélanisée. Genèse, modification et décomposition. Thèse de Doctorat d'Etat, Nancy I, 267 p.
- REISINGER (O.), 1978. — Étude structurale préliminaire des relations trophiques complexes entre la microfaune et la microflore. Modèles champignons-acariens. In *Comptes-Rendus du 103e Congrès national des sociétés savantes*, Nancy, 1978, Sciences, fascicule III, 287-298.
- SHEREEF (G. M.), 1971. — Observations on the feeding, reproduction and feces obtained from Oribateid fed on different species of *Penicillium* and *Aspergillus*. In *Organismes du sol et production primaire, Proceedings of the 14th Colloquium Pedobiologiae*, Dijon (France), 14/IX-19/IX 1970 INRA, Paris, 165-176.
- SPRINGETT (J. A.) et LATTER (P. M.), 1977. — Studies on the microfauna of blanket bog with particular reference to Enchytraeidae. I. Field and laboratory tests of micro-organisms as food. *Journal of Animal Ecology*, 46 : 959-974.
- STANDEN (V.), 1973. — The production and respiration of an Enchytraeid population in blanket bog. *Journal of Animal Ecology*, 42 : 219-245.
- STEFANIAK (O.) et SENICZAK (S.), 1976. — The microflora of the alimentary canal of *Achipteria coleoptrata* (Acarina, Oribatei). *Pedobiologia*, 16 : 183-194.
- STEFANIAK (O.) et SENICZAK (S.), 1981. — The effect of fungal diet on the development of *Opria nitens* (Acari, Oribatei) and on the microflora of its alimentary tract. *Pedobiologia*, 21 : 202-210.
- STEFANIAK (O.) et SENICZAK (S.), 1983. — Intestinal microflora in representatives of different feeding groups of soil moss mites (Acari, Oribatei). In *New Trends in Soil Biology, Proceedings of the VIIIth International Colloquium of Soil Zoology*, Louvain-la-Neuve (Belgique), 30/VIII-2/IX 1982, ed. P. LEBRUN. Université Catholique de Louvain, 622-624.
- SUTTON (B. C.), 1980. — *The Coelomycetes*. Commonwealth Mycological Institute, Kew, 696 p.
- TARMAN (K.), 1968. — Anatomy, histology of Oribateid gut and their digestion. *Biološki Vestnik*, 16 : 67-76.
- TOUTAIN (F.), VILLEMIN (G.), ALBRECHT (A.) et REISINGER (O.), 1982. — Étude ultrastructurale des processus de biogéodégradation. II. Modèle Enchytraeides - Litière de feuillus. *Pedobiologia*, 23 : 145-156.

WALLWORK (J A), 1958. — Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina. *Oikos*, 9 : 260-271

WEBB (D P), 1977. — Regulation of deciduous forest litter decomposition by soil arthropod feces. In *The role of Arthropods in forest ecosystems*, ed. W J. MATTSON. Springer-Verlag, New-York : 57-69.

RÉPONSES DES PEUPELEMENTS ANIMAUX AUX MODIFICATIONS DES RESSOURCES DANS LA BASSE PRAIRIE DU COLORADO*

par N.R. FRENCH

Institute of Arctic and Alpine Research
University of Colorado — BOULDER U.S.A

MOTS-CLÉS : Alimentation - Arthropodes - Azote compétition - Consommateurs - Couvert végétal - Grassland - Mammifères - prairies - Production - Ressources - Rongeurs - Végétation

KEY-WORDS : Arthropods - Competition - Consumers - Cover - Foods - Grassland - Mammals - Nitrogen - Prairies - Production - Resources - Rodents - Vegetation

RÉSUMÉ

L'objectif de cette étude est de mettre en évidence :

— l'évaluation des ressources alimentaires utilisées par les principaux groupes de consommateurs (invertébrés et vertébrés) dans les différents types de grassland.

— les réponses des populations animales (diversité spécifique, densité, biomasse...) à l'enrichissement nutritif artificiel (eau et azote) des prairies et à la modification de l'habitat par l'apport d'aliments (graines et bouchons de luzerne sèche) et du couvert végétal (arbres et chaumes).

La composition spécifique et la densité des communautés animales semblent largement déterminées par l'état et l'abondance des ressources disponibles. Il existe sur ce sujet plus de recherches théoriques que de recherches expérimentales.

La présente étude poursuivie dans la prairie Nord-américaine aborde 3 aspects :

1 — L'utilisation des ressources alimentaires par les principaux groupes de consommateurs dans les différents types de grassland ;

2 — La réponse des populations des consommateurs à l'enrichissement nutritif artificiel des prairies ;

3 — Et leur réponse à la manipulation expérimentale par apport d'aliments et modification du couvert végétal.

IMPORTANCE RELATIVE DES DIVERS GROUPES DE CONSOMMATEURS

A partir des résultats obtenus dans 4 sites nous avons estimé l'utilisation par les principaux groupes de consommateurs de trois classes de ressources alimentaires : le matériel végétal vert, les graines et les invertébrés (Tabl. I).

Les Arthropodes sont les principaux consommateurs de

ABSTRACT

Responses of animal populations to the resource modifications in a shortgrass prairie of Colorado

The objective of this study is to evaluate :

— resources used by the main consumer groups (invertebrates and vertebrates) in characteristic types of grasslands.

— the responses of animal populations (species richness, density, biomass...) to artificial nutrient enrichment of prairies (water and nitrogen), and to habitat modification with additional food (seeds and dry lucerne pellets) and vegetation cover (trees and straw).

matériel végétal vert mais les Mammifères jouent cependant un rôle important dans la zone de haute prairie où les Rongeurs herbivores (*Microtus*) sont abondants. Les petits Mammifères sont les principaux consommateurs de graines dans la haute prairie. Les oiseaux sont les granivores les plus importants. Dans les sites arides et semi-arides (prairies basses et désertiques du Nord) les granivores les plus abondants sont des Arthropodes. Ainsi, les fourmis moissonneuses (*Pogonomyrmex*) utilisent environ 4,85 kcal/m²/an.

Les consommateurs d'invertébrés sont principalement les Arthropodes carnassiers dans les prairies mixtes et les zones de prairies hautes et les petits Mammifères et les Oiseaux dans les sites arides et semi-arides.

La comparaison de la consommation estimée et de la production estimée des ressources alimentaires (Fig. 1) révèle qu'une petite quantité seulement du matériel végétal épigé est consommée, alors qu'une plus grande quantité de la partie hypogée et une grande proportion de la production secondaire (ou stock d'invertébrés) sont utilisées.

L'utilisation des ressources alimentaires est plus complète avec les graines et les invertébrés qui sont riches en énergie. Ceci signifie que ce n'est pas la quantité ou la biomasse des

* Nous avons réalisé cette étude dans le cadre du programme biologique international « U.S. Grass and Brome » sous l'égide de la « U.S. National Science Foundation » (FRENCH, 1979) (Traduction française C. GRENOT).

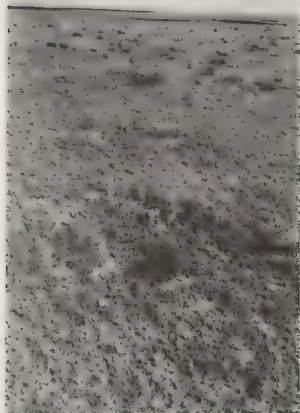


PHOTO 1 — Aspect de la végétation en septembre, dans une prairie rase du Colorado nord-oriental (Photo N. FRENCH).



PHOTO 2 — Parcelle expérimentale avec mise en place d'un couvert végétal artificiel (Photo N. FRENCH).

TABEAU 1

Consommation (en kilocalories par m² et par an) de trois classes de ressources alimentaires par les consommateurs dans quatre sites de «grassland» (d'après SCOTT et al., 1979)

	Groupes de Consommateurs	Matériel végétal	Graines	Invertébrés
Prairie aride	Arthropodes	10,95	1,73	2,30
	Mammifères	1,69	0,70	1,49
	Oiseaux	—	6,51	3,98
Prairie basse	Arthropodes	7,11	4,97	0,55
	Mammifères	0,51	0,08	1,28
	Oiseaux	—	0,62	1,53
Prairie mixte	Arthropodes	32,03	0,17	3,25
	Mammifères	1,60	0,20	0,20
	Oiseaux	—	0,16	0,88
Prairie haute	Arthropodes	26,11	1,34	6,43
	Mammifères	20,90	11,28	2,48
	Oiseaux	—	59	1,65

consommateurs qui est importante pour la répartition des ressources, mais les besoins énergétiques des consommateurs.

Les consommateurs peuvent être divisés en deux grandes catégories selon leur mode de thermorégulation : les hétérothermes et les homéothermes. L'efficacité de la digestion est très différente dans ces deux groupes. En général, le taux d'assimilation des hétérothermes est beaucoup plus faible que celui des homéothermes (FRENCH, 1978 ; JOHNSON et SCHREIBER, 1979 ; CROSSLEY et PRYOR, 1960). Les hétérothermes doivent donc utiliser plus d'aliments. Cependant, plus d'énergie est nécessaire pour la maintenance et la croissance des homéothermes, qui doivent donc assimiler de plus grandes quantités d'énergie. Les hétérothermes utilisent 2,3 fois plus d'énergie pour la respiration que pour la production, tandis que pour les homéothermes l'énergie respiratoire est 55 fois plus élevée que l'énergie de production (McNEILL et LAWTON, 1970). Ainsi le rapport $\frac{\text{Production}}{\text{Respiration}}$ est 24 fois plus grand chez les hétérothermes que chez les homéothermes (FRENCH, 1978 ; PHILLIPSEN, 1981 ; TURNER et CHEW, 1981). Pour un poids équivalent, les homéothermes ont besoin de 10 fois plus d'énergie de maintenance que les hétérothermes. Ainsi, les différents groupes de consommateurs peuvent avoir un mode différent d'utilisation des ressources (FRENCH, 1978).

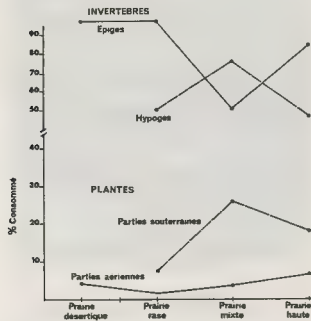


FIG. 1. — Taux de consommation des principales catégories de ressources alimentaires (d'après SCOTT *et al.*, 1977).

RÉPONSE A L'ENRICHISSEMENT NUTRITIF

Une expérimentation a été menée dans une zone de prairie aride du Colorado afin de déterminer l'effet d'addition de nutriments et d'eau sur un écosystème de prairie basse (DODD et LAUENROTH, 1979). L'addition d'azote (nitrate d'ammonium) et l'irrigation périodique libèrent le système des deux principaux facteurs limitants de la productivité biologique. Ainsi la production primaire double, et

correspond alors à celle d'une prairie haute (600 - 1.000 g/m²/an). La biomasse végétale augmente selon le traitement et suit l'ordre croissant suivant : témoin < N < H₂O < N + H₂O (Tabl. II). Ces changements affectent l'environnement et les ressources utilisables par les consommateurs.

TABEAU II

Biomasse maximale d'animaux (Arthropodes et Mammifères) et production nette de plantes (PNP) pour trois années

	Année	PARCELLES			
		Témoin	Azote	Eau	Azote et eau
PNP (g/m ²)	1ère	125	150	225	580
	2ème	160	260	425	1 100
	3ème	125	155	330	730
Arthropodes (g/m ² × 10 ³)	1ère	15	10	13	38
	2ème	13	22	58	74
	3ème	20	23	71	75
Mammifères (g/m ² × 10 ³)	1ère	22	18	8	80
	2ème	17	16	16	70
	3ème	26	24	40	140

Il existe une corrélation positive significative entre la biomasse végétale et la densité et la biomasse des Arthropodes (KIRCHNER, 1977). Pendant la période expérimentale la diversité des plantes décroît alors que la biomasse augmente. La diversité des Arthropodes décroît aussi en corrélation avec celle des plantes. Au niveau fonctionnel, il y a une augmentation de la biomasse des prédateurs d'Arthropodes, et une baisse de la biomasse des consommateurs de plantes.

La richesse spécifique en petits Mammifères change considérablement (GRANT *et al.*, 1977). Trois espèces sont caractéristiques de la prairie basse : *Spermophilus tridecemlineatus*, *Peromyscus maniculatus* et *Onychomys leucogaster*. Le Campagnol *Microtus ochrogaster*, espèce mésophile, colonise, pendant la première saison du traitement, la zone supplémentée en eau et en azote. Chaque année la population augmente et atteint un niveau supérieur à celui de l'année précédente. Au cours de l'année, la densité croît au printemps pour atteindre une densité maximale en automne pour les deux premières années, mais la saison de reproduction a été écourtée les deux années suivantes où l'on n'observe pas de femelles gestantes (automne, 1973 et 1974). Les *Onychomys* restent numériquement stables dans les zones témoins et celles traitées par l'azote, mais leur nombre diminue dans les zones irriguées (Fig. 2) *Peromyscus* atteint les plus fortes densités dans les zones irriguées avec une densité maximale la troisième année. *Spermophilus* est présent dans toutes les zones, mais son effectif est le plus important les troisième et quatrième années. A la fin de la quatrième année, une nouvelle espèce, *Reithrodontomys megalotis*, colonise les zones irriguées. Son effectif devient rapidement important.

La respiration et la consommation de la communauté des petits Mammifères sont calculées pour chaque zone traitée. L'efficacité de l'utilisation de l'énergie décroît dans les zones irriguées et supplémentées en azote (ϵ passe de 0,74 à 0,64).

Il en résulte une augmentation des carnivores et une diminution des herbivores. La stabilité décroît également, comme l'indiquent les fluctuations de la biomasse, les ressources étant utilisées différemment. *Onychomys* et *Peromyscus* sont surtout carnivores (respectivement 76 et 62 % d'Arthropodes consommés) alors que *Microtus* et *Spermophilus* sont essentiellement herbivores (respectivement 92 et 66 % de parties vertes et de graines).

La consommation végétale des petits Mammifères est généralement inférieure à 1 % par mois, mais elle n'excède jamais 4 %. La consommation mensuelle d'Arthropodes peut varier jusqu'à 34 %, et elle est la plus importante dans les deux zones non irriguées.

En résumé, l'enrichissement en azote et en eau de l'écosystème, le destabilise et le ramène à des stades plus précoces. La diversité est plus faible alors que la productivité est plus grande. L'efficacité du flux énergétique est réduite et l'utilisation des ressources est moins complète. Après quatre années de traitement le système est encore en évolution.

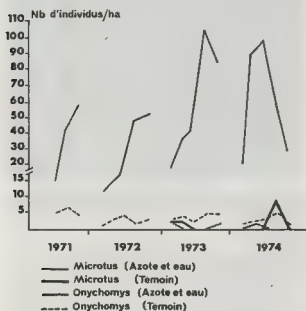


FIG. 2. — Abondance des *Microtus ochrogaster* et *Onychomys leucogaster* dans les parcelles témoins et traitées par l'azote et l'eau (d'après GRANT et al 1977).

SÉPARATION DES EFFETS DE LA NOURRITURE ET DU COUVERT VÉGÉTAL

Une modification expérimentale de la prairie basse a été réalisée pendant 3 années consécutives, afin de déterminer quel était le facteur le plus important, de la nourriture ou du couvert, sur la richesse spécifique et l'abondance du peuplement des petits Mammifères. Quatre parcelles expérimentales de deux hectares chacune ont été traitées afin de séparer les effets de la nourriture de ceux du couvert végétal. Sur le premier site a été disposé un couvert sans valeur nutritive, constitué de 5 000 kg/an de chaume et de branches de pins (Tabl. III). Dans le 2ème site un supplément de nourriture a été ajouté tous les 15 jours sous forme de 12 kg de graines d'avoine et de millet, et de 12 kg de bouchons de luzerne

sèche. Sur le 3ème site les deux éléments couvert et nourriture ont été ajoutés. Le dernier site, non modifié, sert de parcelle témoin. Chaque année 300 kg d'aliments sont ainsi mis dans les 2 parcelles expérimentales. Des campagnes de piégeage (capture-marquage-recapture) sont réalisées tous les 15 jours.

TABEAU III

Modification de l'habitat : quantité d'aliment (graines et bouchons de Luzerne sèche) ajoutée chaque année dans les parcelles expérimentales

	Alimentation	Couvert végétal	Alimentation et couvert
1973	184 kg	1314 kg branches	184 kg 1314 kg
1976	349 kg	2628 kg de branches 2025 kg chaume	349 kg 4653 kg
1977	293 kg	1721 kg chaume	293 kg 1721 kg

L'analyse de variance révèle une différence significative dans les effectifs entre les espèces de Mammifères peuplant les différentes parcelles dès le début du traitement (Tabl. IV). Le nombre des *Spermophilus* est plus important dans les 2 parcelles où a été introduit un couvert végétal artificiel. L'effectif des *Peromyscus* y est également plus élevé. La densité des *Oseaux* est plus importante dans les parcelles supplémentées en nourriture. Il en résulte que les populations de Vertébrés répondent rapidement à une modification de l'abondance des ressources ou à une quelconque modification de l'environnement dès la première année.

TABEAU IV

Nombre total de Rongeurs marqués dans les parcelles expérimentales pendant trois années

	Témoin	Alimentation	Couvert végétal	Aliment. et couvert
<i>Spermophilus</i>	31	37	57	58
<i>Onychomys</i>	30	23	7	12
<i>Peromyscus</i>	33	13	37	48
<i>Dipodomys</i>	2	6	4	13
<i>Perognathus</i>	5	2	5	3

D'après l'évolution des effectifs de Rongeurs au cours de ces 3 années d'expérimentation, il ressort que *Spermophilus* préfère les parcelles avec un couvert artificiel (qui probablement lui permet de mieux se protéger des prédateurs), tandis que *Onychomys* (Rongeur insectivore, préférant les zones découvertes) les évite (Tabl. 4). *Peromyscus* semble montrer une préférence pour les parcelles ayant à la fois un supplément de nourriture et de couvert, tandis que *Dipodomys* occupe les zones supplémentées en aliments.

Les 4 parcelles sont colonisées par une nouvelle espèce, *P. flavus*, sans que l'on en connaisse encore la raison. Son effectif, faible dans les 4 parcelles, est encore plus bas lorsque la population de *Dipodomys* est plus importante. Il semblerait exister une compétition entre ces 2 espèces de granivores.

Les temps de réponse à la modification de l'habitat varient selon l'espèce. *Spermophilus* et *Peromyscus* répondent dès la première année à la modification due au couvert artificiel. *Onychomys* met plus de temps à abandonner les parcelles à couvert artificiel et *Dipodomys* met également plus de temps pour répondre au supplément de nourriture. *Perognathus* immigre dès la première année.

Il est intéressant de noter que le poids moyen des individus constituant la population de *Spermophilus* de la parcelle témoin est significativement plus faible que celui des parcelles expérimentales (75 g contre 85 à 88 g). Cette différence est probablement due à l'état nutritionnel des individus ou à une plus grande proportion de juvéniles ou d'individus dominés dans la parcelle témoin.

D'après ces résultats il apparaît que les espèces répondent aux différentes composantes du spectre de ressources de l'habitat. Une ressource peut avoir un effet positif sur une espèce, et un effet négatif sur une autre. L'abondance d'une ressource peut être la cause d'une compétition réduite entre certaines espèces (par exemple, les réactions opposées au couvert artificiel de 2 espèces qui dépendent en grande partie d'invertébrés pour la nourriture, *Spermophilus* et *Onychomys*). L'abondance d'une ressource peut être aussi la cause d'une augmentation de la compétition (par exemple, entre les granivores *Dipodomys* et *Perognathus*). L'espèce immigrante *Perognathus* est moins abondante dans les parcelles traitées où l'effectif de *Dipodomys* est plus élevé.

Il est intéressant de remarquer que l'espèce cible, *Microtus ochrogaster*, n'est attirée par aucune parcelle bien que la plus proche population se trouve à un km seulement de la zone expérimentale. Les quelques individus introduits dans les parcelles à la fin de l'étude ont disparu.

Puisque la structure de l'habitat et les ressources alimentaires paraissent suffisantes pour *Microtus*, il est nécessaire de trouver une autre raison à cette absence. On sait que cette espèce a besoin d'une plus grande humidité (HANSSON, 1977), les parcelles expérimentales étant relativement sèches, les pertes d'eau par les voies respiratoires sont importantes et les effets sont accentués par un régime alimentaire déséquilibré. Le facteur limitant serait donc le manque d'eau.

CONCLUSION

Les espèces de Mammifères étudiées répondent différemment aux variations d'abondance de ressources. Une ressource qui est importante pour une espèce peut être négligée par une autre. Ces différences de réponse entraînent la séparation des niches et la réduction de la compétition. Les ressources sont utilisées à des degrés variables par les divers consommateurs, lesquels ont des fonctions différentes dans le système. Ainsi la pénurie et la compétition peuvent se produire à des niveaux différents de l'abondance des ressources.

Les Vertébrés répondent rapidement au changement de

niveau d'abondance en se dispersant alors que les invertébrés le font plus lentement selon le taux de renouvellement de leurs populations. Les délais de réponse des plantes sont intermédiaires et se traduisent par des taux de croissance variables et des changements dans la composition spécifique.

Le partage des ressources résulterait davantage des réponses «positives» des espèces aux opportunités offertes que des réponses «négatives» à la compétition. Cependant le partage des ressources reste incomplet et leur utilisation inefficace en raison de la variabilité des conditions de l'environnement et du temps nécessaire pour répondre à ces variations.

AUTEURS CITÉS

- CROSSLEY (F.A. Jr) et PRYOR (M.E.), 1960. — The uptake and elimination of Cesium 137 by a grasshopper — *Romalea microptera*. *Health Physics* 4: 16-21.
- DODD (J.L.) et LAUENROTH (W.K.), 1979. — Analysis of the response of a grassland ecosystem to stress. In N.R. French (editor), *Perspectives in grassland ecology*, Springer Verlag, New-York, Heidelberg, Berlin, pp. 43-58.
- FRENCH (N.R.), 1978. — Small mammals as components of the consumer subsystem, pp. 61-67 in D.P. Snyder (editor). *Populations of small mammals under natural conditions*. Pymatung Laboratory of Ecology, Special publication n°5, University of Pittsburg.
- FRENCH (N.R.) (editor), 1979. — *Perspectives in grassland ecology* Springer Verlag New-York, Heidelberg, Berlin, 204 p.
- FRENCH (N.R.), GRANT (W.E.), GRODZINSKI (J.) et SWIFT (D.M.), 1976. — Small mammal energetics in grassland ecosystems. *Ecol. Monographs* 46: 201-220.
- GRANT (W.E.), FRENCH (N.R.) et SWIFT (D.M.), 1977. — Response of a small mammal community to water and nitrogen treatments in a shortgrass prairie ecosystem. *Journal of Mammalogy*, 58: 637-652.
- HANSSON (L.), 1977. — Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscapes. *Oikos*, 29: 539-544.
- JOHNSON (D.R.) et SCHREIBER (R.K.), 1979. — Assimilation, Respiration and Production. (b) Vertebrates, pp. 731-739. In: D.W. GOODALL, R.A. PERRY et K.M.W. HOWES (eds). *Arid-Land Ecosystems: Structure, Functioning and Management*. Cambridge. Univ. Press.
- KIRCHNER (T.B.), 1977. — The effects of resource enrichment on the diversity of plants and arthropods in a shortgrass prairie. *Ecology*, 58: 1334-1344.
- McNEILL (S.) et LAWTON (J.H.), 1970. — Annual production and respiration in animal populations. *Nature*, 225: 472-474.
- PHILLIPSON (J.), 1981. — Bioenergetic options and phylogeny, pp. 20-45. In: C.R. TOWNSEND and P. CALOW (eds). *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts.
- SCOTT (J.A.), FRENCH (N.R.) et LEETHAM (J.W.), 1979. — Patterns of consumption in grasslands, pp. 89-105 in N.R. French (editor), *Perspectives in Grassland Ecology*. Springer Verlag, New-York, Heidelberg, Berlin.
- TURNER (F.B.) et CHEW (R.M.), 1981. — Production by desert animals pp. 199-260. In: D.W. GOODALL et R.A. PERRY (eds.). *Arid-Land Ecosystems: Structure, Functioning and Management*, Vol. II. Cambridge Univ. Press.

ANALYSES D'OUVRAGES

G. EISENBEIS et W. WICHARD. — *Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden*. Un volume relié 434 pages, avec 1.100 photographies en microscopie électronique, 192 planches et 219 figures. Gustav Fischer éditeur, Stuttgart, 1985. Prix : 118 DM.

Cet ouvrage se présente tout d'abord comme un ensemble de plus de mille photographies en microscopie électronique à balayage qui présentent la morphologie détaillée des divers groupes d'Arthropodes de la faune du sol. On y trouve aussi des photographies montrant l'action de ces Arthropodes sur la litière et leur rôle comme décomposeurs. Toutes ces photographies sont excellentes et très démonstratives et elles représentent une iconographie qui, vraisemblablement, n'a jamais été réunie sur une aussi vaste échelle. En face de chaque planche un texte explicatif, accompagné de nombreux schémas précise les divers aspects de la morphologie et de la biologie des Arthropodes. Tous les aspects de cette biologie sont pris en compte. Citons par exemple parmi bien d'autres : le microclimat du sol et la répartition des organismes, les diverses modalités de l'accouplement, les glandes défensives des Carabidae, le rôle des larves de Diptères dans le sol, le bois mort et les champignons, l'architecture du nid des fourmis, les organes sensoriels, la prédation, le métabolisme, les Acariens interstituels, etc., cette liste n'étant pas limitative. Une bonne bibliographie et deux index terminent le livre.

Voilà un excellent ouvrage sur les Arthropodes du sol, qui sera utile et qui est à recommander aux écologistes, zoologistes, aussi bien chercheurs qu'enseignants qui y trouveront une mine de renseignements. Ajoutons que le prix est raisonnable.

R. DAJOZ

M. BOURNERIAS. — *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*. Un volume broché, 518 pages, 3e édition. Sedes, Masson éditeur, Paris, 1984.

Le guide des groupements végétaux de M. BOURNERIAS est devenu un ouvrage classique, une référence pour tous les botanistes qui s'intéressent à la flore et à la végétation de la région parisienne, et même à une région plus vaste car il est utilisable certainement dans presque toute la moitié nord de la France. Le succès mérité de cet ouvrage explique la rapidité avec laquelle une troisième édition est apparue. Cette troisième édition est une mise à jour qui tient compte de la totalité des travaux parus, ainsi que des nouveaux textes législatifs en ce qui concerne les espèces protégées. Rappelons que la première partie est un exposé d'écologie végétale et de phytogéographie fondé sur des données précises choisies dans la région parisienne. La seconde partie décrit en détail

les divers groupements végétaux ; l'intérêt de ces groupements est souligné à chaque fois que cela est nécessaire et les mesures à prendre pour la conservation des associations menacées sont indiquées.

Le livre de M. BOURNERIAS est remarquable, un ouvrage remarquable que chacun, quel que soit son intérêt (enseignant, forestier, agronome ou simple curieux de la nature), souhaitera posséder dans sa bibliothèque comme ouvrage de référence.

R. DAJOZ

Paul F.J. EAGLES. — *The planning and management of environmentally sensitive areas*. Un volume 160 pages Longman éditeur, Londres, 1984. Prix : 795£

Les zones sensibles (environmental sensitive areas) sont des portions de territoire qui demandent des mesures d'aménagement spéciales afin de les protéger de la dégradation due aux actions de l'homme. Ce livre présente les notions écologiques qui sont utilisées dans la mise en oeuvre de programmes d'aménagement. Une série de cas concrets choisis en Grande-Bretagne, Japon, Canada et États-Unis montre comment se fait le passage au concret. Les principes théoriques et les exemples cités seront utilement médités par tous ceux qui sont chargés de l'aménagement du territoire et qui souhaitent cependant conserver intacts divers écosystèmes de grand intérêt.

R. DAJOZ

La conservation des céréales en France. Collection «Les A.T.P. de l'INRA» n°1. Un volume de 171 pages. Editions de l'INRA, Paris.

La production céréalière en France atteint aujourd'hui 45 millions de tonnes ; une partie non négligeable est exportée. La conservation des stocks est une étape essentielle de la technologie céréalière. Ceci explique les efforts et les recherches effectuées à l'INRA. Il est nécessaire de lutter contre les insectes ravageurs (*Sitophilus*, *Tribolium*), contre les pous-sières qui peuvent provoquer des accidents tels que des explosions et qui dévalorisent les produits ; il faut aussi stabiliser les grains récoltés humides comme le maïs. Ce volume présente les résultats obtenus en France dans ces divers domaines d'un grand intérêt économique.

R. DAJOZ

Les essais de fertilisation de longue durée de la station agronomique de Grignon. R. MOREL, T. LASNIER et S. BOURGEOIS. — Un volume 335 pages. Editions de l'INRA, Paris, 1984.

En 1875 l'agronome DEHERAIN a créé le «champ d'expériences de la station agronomique de Grignon» où des essais de fertilisation de longue durée ont été entrepris. Des recherches sur l'évolution dans le temps de l'azote et du carbone organique des sols ont été réalisés. Ces essais continuent de nos jours et ce livre présente les résultats des années 1938-1982.

Ce sont la longue durée des essais d'une part et leur diversité d'autre part qui font l'intérêt de ces expériences. Les conséquences des diverses fertilisations de longue durée sur les sols, les rendements, les caractéristiques des diverses récoltes sont analysées.

R. DAJOZ

Annual Review of Entomology. — Volume 30, 1985. Un volume relié, 491 pages. Prix : 30 \$. Annuals Reviews Inc., Palo Alto, California 94306.

Ce volume renferme vingt contributions sur des sujets dont beaucoup intéressent l'écologiste. En voici la liste avec quelques commentaires.

D.E. SONENSHINE : Pheromones and other semiochemicals of the Acari. Il s'agit d'une mise au point sur les phéromones, allomones et Kairomones des Acariens. On trouve dans ce groupe des Acariens des phéromones d'alarme, d'agrégation, de groupement (chez les tiques seulement), sexuelles. La structure des glandes sécrétrices est décrite et leur fonctionnement. Les applications pratiques possibles sont envisagées. D.G. COCHRAN : Nitrogen excretion in Cockroaches. — J.B. KIRSCHBAUM : Potential implication of genetic engineering, and other biotechnologies to insect control. Les impacts possibles dans la lutte contre les insectes nuisibles, en remplacement des insecticides, sont étudiés.

E.S. SYLVESTER : Multiple acquisition of viruses and vector-dependent Prokaryotes : conséquences on transmission. — F. SEHNAL : Morphology of insect development. L. CHENG : Biology of Halobates (Heteroptera : Gerridae). Les Halobates sont de curieux insectes qui comptent parmi les rares à avoir colonisé le milieu marin et dont certaines espèces sont les seuls insectes qui vivent en plein océan, très loin des côtes.

B. KEH. Scope and applications of forensic entomology. On désigne les insectes qui vivent dans les cadavres et qui sont utilisés en médecine légale. — A.F.G. DIXON : Structure of Aphid populations. — I.W.B. THORNTON : The geographical and ecological distribution of arboreal Psocoptera. Dans cette mise au point sont rappelés des faits peu connus comme l'importance de la production par les microéphytes (tels que les Algues unicellulaires *Pleurococcus*) qui poussent sur les arbres (cette production peut être égale à celle de la strate herbacée) et l'importance des Psocoptères qui vivent aux dépens de ces microéphytes (leur biomasse peut atteindre 2 g/m² soit l'équivalent de celle de certains grands Mammifères).

D.J. ROGERS et S.E. RANDOLPH : Population ecology of tsetse fly. Les auteurs font remarquer la remarquable résistance des mouches tsé tsé qui, malgré les luttres entreprises contre elles depuis 1900 ont réussi à maintenir intacte leur aire de répartition en Afrique. Ceci s'explique par la biologie de ces insectes. — D.J. FUTUYMA et S.C. PETER-

SON : Genetic variation in the use of resources by insects. Les implications écologiques en particulier dans la coévolution, la spéciation sont analysées. — F. DELCOMYN : Factors regulating insect walking. — W.E. BURHOLDER et M. MA : Pheromones for monitoring and control of stored product insects. — H. ALTNER et LOFTUS : Ultrastructure and function of insect thermo and hygroreceptors. — M.F. CLARIDGE : Acoustic signals in the Homoptera : behaviour, taxonomy and evolution. — D.J.C. FLETCHER et K.G. ROSS : Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. — M.A. HOY : Recent advances in genetics and genetic improvement of the Phytoseiidae. — N.E. BECKAGE : Endocrine interactions between endoparasitic insects and their hosts. — H.V. DALY : Insect morphometrics. — A. SPIELMAN, M.L. WILSON, J.F. LEVINE et J. PIESMAN : Ecology of *Ixodes dammini*-borne human babesiosis and Lyme disease.

Le volume se termine par des index et en particulier par un index général des auteurs et des matières pour les trente premiers volumes.

R. DAJOZ

J.P. MONTULET. — **Les Cervidés du monde entier.** Un volume relié, 209 pages, planches en couleurs.

Cet ouvrage comprend tout d'abord quelques généralités sur la famille des Cervidés, puis une liste des diverses espèces avec pour chacune une carte de répartition et en vis-à-vis un court texte donnant les caractéristiques morphologiques et de brèves données sur la biologie. Une autre partie est consacrée à la description, un peu plus détaillée, d'une espèce par genre. On trouve aussi de courtes notices sur l'évolution anatomique et paléontologique.

Le grand public pourra peut-être s'intéresser à ce livre. Mais nous pensons que les zoologistes et les écologistes seront certainement déçus. On n'y rencontre à peu près rien sur la biologie et l'écologie des Cervidés qui ont pourtant, au moins pour certaines espèces, fait l'objet d'études modernes et approfondies. Le comportement, la dynamique des populations, l'alimentation, etc., sont totalement négligés, ou presque. Ceci se retrouve dans la bibliographie, squelettique et presque uniquement constituée d'ouvrages de « vulgarisation », qui termine l'ouvrage. C'est dommage car l'idée de faire une mise au point, complète et moderne, sur les Cervidés, était une bonne idée.

R. DAJOZ

H. AUTRUM, 1979. — **Comparative Physiology and Evolution of Vision of Vertebrates. A — Invertebrate Photoreceptors.** In : Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/6A, 729 pp. + 314 Figs. Springer Verlag Berlin + New-York. DM 320.

Depuis les travaux fondamentaux de Sigmund EXNER il y a plus de cents ans sur la fonction de l'œil chez les Hexapodes et les recherches ingénieuses sur l'orientation de l'Abeille de Karl Von FRISCH — Prix Nobel 1973 —, les photorécepteurs des Invertébrés ont de plus en plus suscité un intérêt particulier dans le domaine de la Physiologie comparée. Les processus de photoréception sont non seulement des modèles, mais contribuent bel et bien à la compréhension de l'Écologie et de l'Évolution dans le contexte de nombreuses adaptations spécifiques. Dans le présent livre, nos connaissances actuelles dans le domaine de la Physiologie des photo-

récepteurs chez les Protistes et chez les Invertébrés sont présentées sous leurs aspects biophysiques, biochimiques, génétiques et comportementaux. Ce livre a la valeur d'un traité, mais AUTRUM comme coordinateur a préféré laisser s'exprimer chacun des ses 11 collaborateurs de sa propre manière. C'est ainsi qu'est né un livre contenant des contributions bien indépendantes avec chacune une bibliographie complète se rapportant au texte. On y trouve bien sûr des répétitions, mais pas trop dérangeantes.

Les sujets suivants sont traités : — Photic Responses and Sensory Transduction in Protists, — Intraocular Filters, — The Physiology of Invertebrates Visual Pigments, — The Physics of Vision in Compound Eyes, — Receptor Potentials in Invertebrates Visual Cells, — Pseudopupils of Compound Eyes, — Spectral Sensitivity and Color Vision, — Apposition and Superposition Eyes, — Extraocular Photoreception, — Extraocular Light Receptors and Circadian Rhythms, — Genetic approach to a Visual System.

La masse de la matière et la qualité du savoir présenté confère à ce volume une valeur exceptionnelle et le mérite d'être entre les mains de tout chercheur qui, de près ou de loin, s'intéresse à la Physiologie des photorécepteurs d'une manière générale. Seul le prix, plus de mille de nos Francs, sera un sérieux handicap !

Armin HEYMER

J. MARTENS, 1980. — Lautäusserungen, verwandtschaftliche Beziehungen und Verbreitungsgeschichte asiatischer Laubsänger der Gattung *Phylloscopus*. Advances in Ethology n°22, 71 pp. + 30 Figs. Paul Parey Hamburg + Berlin. DM 44.

Le genre *Phylloscopus* est un groupe très riche en espèces parmi les Passereaux paléarctiques dont de nombreux représentants vivent surtout dans l'Himalaya. Dans ce massif, il y a 5 espèces pratiquement dans le même biotope et d'autres en répartition verticale. L'auteur compare les chants des 19 espèces. Tous les chants territoriaux sont spécifiques, certains même sub-spécifiques. La syntaxe peut se classer selon un degré de complexité. Les chants de ces espèces ne contiennent pas de strophes, mais représentent un continuum. Les plus courts chez *tythleri* et *maculipennis* ne durent que 0.5 à 0.7 s, les plus longs chez *Trochiloides viridanus* et *nitidus* durent 3 à 5 s. Le répertoire des fréquences sonores qui peuvent être assemblées en un continuum, varie entre 3 chez *nornatus* et 56 chez *nitidus*. *Phylloscopus magnirostris* a développé une forme de chant particulière en adaptation aux bruits des torrents de montagne. Les chants des *Phylloscopus*, à l'exception de *trochilus*, ne montrent que très peu de variabilité individuelle, des dialectes régionaux s'observent chez *Collybita*, *trochiloides* et *borealis*, des espèces avec une répartition sur de grands espaces. Ces différenciations sont probablement dues aux isolements lors de la dégradation climatique du Pléistocène. Pour le groupe *Phylloscopus*, morphologiquement peu différencié, le développement des chants a joué certainement un rôle dans le processus de la spéciation, mais les différents chants ne sont pas utilisables pour la reconnaissance des relations phylétiques entre espèces, surtout quand de telles espèces comme *collybita* et *trochilus* vivent pratiquement dans le même biotope. Dans une répartition allopatrique, par contre, ces chants peuvent conserver de nombreuses caractéristiques en commun, comme chez les «super-espèces» *reguloides* et *trochiloides*. Y compris les espèces européennes, les chants de 22 sur 30 formes de *Phylloscopus* sont actuellement bien connus et comme il fallait s'y attendre, ces chants sont spécifiques.

Armin HEYMER

François RAMADE. — Éléments d'Écologie, Écologie fondamentale. 397 pages. Mc Graw Hill, Paris, 1984.

Dans la suite d'ouvrages de fond que l'auteur a publié pour montrer l'importance des applications de l'écologie, s'inclut un nouveau livre qui, cette fois, remonte aux sources mêmes, puisqu'il s'agit d'une présentation des notions de base de l'écologie, en tant que science.

L'ouvrage de F. Ramade donne à ceux qui jugent légèrement sans connaître, réductionnistes et aménagistes par exemple, l'occasion de combler leurs lacunes intellectuelles. Il replace la démarche écologique dans son contexte explicatif, reprenant un plan classique pour montrer que dans le fonctionnement de la biosphère tout est interactif. Il est important qu'existent des ouvrages de base, bien écrits en français, bien illustrés, dans un pays où le terme «écologie» lui-même était pratiquement inconnu avant 1970, et au sujet duquel il fut écrit «n'importe quoi après 1970».

Une remise en ordre est nécessaire, par ailleurs, au sein même des spécialistes d'une science en pleine évolution. Ainsi que l'écrit F. Bourlière, dans la préface qu'il a signée, le divorce est réel entre la tendance des analystes de terrain qui progressent peu à peu au milieu d'une masse de données et des modélisateurs qui lancent des hypothèses leur permettant d'élaborer des modèles qu'ils essaient de vérifier ensuite. C'est l'exposé très actualisé des connaissances qui assure au lecteur la possibilité d'établir son jugement par rapport à des méthodologies diverses et aux théories qui sont présentées avec de nombreux exemples.

Une partie introductive sur les conditions de développement de la vie dans l'univers montre qu'à travers l'enchaînement des phénomènes physiques la terre s'est peu à peu «biologisée». Tous les processus sont interactifs et les transformations biochimiques recouvrent l'ensemble, les échanges étant spécialement canalisés par la photosynthèse et l'énergie résultante partiellement stockée. Seul le flux solaire est une source permanente, dont le transfert conditionne aussi les climats de l'écosphère. Les écosystèmes se sont formés comme le résultat de la diversité des combinaisons entre tous ces processus.

C'est dans ce cadre qu'il faut replacer les interactions au sein des écosystèmes, groupées en 4 chapitres : facteurs, écologie des populations, structure et organisation des peuplements et des biocoénoses, flux d'énergie et cycle de la matière.

Les facteurs, pour lesquels il faut retenir deux notions essentielles : interaction et adaptation, se montrent particulièrement intéressants lorsqu'ils sont limitants, car ils sont explicatifs. Leur synergie est également un paramètre à mettre en relief. C'est à l'aide d'un exemple : formation et évolution des sols, que l'auteur montre l'effet combiné des facteurs, la pédogenèse reflétant au mieux l'association des facteurs physico-chimiques et biologiques.

L'écologie des populations reprend les termes classiques de leur définition, de leurs lois de croissance et de leur régulation avec une claire présentation des compétitions et des réponses qu'elles engendrent ou, au contraire, des interactions positives qui s'instaurent entre les populations.

Il en découle une organisation au sein des écosystèmes, dont tous les paramètres sont décrits dans le chapitre suivant, pour aboutir aux lois de distribution d'abondance des espèces. Cette revue actualisée aboutit à montrer une application relative aux phytocénoses ; il est vrai que l'analyse des communautés végétales est beaucoup plus avancée que celle des zocénoses.

Par contre la documentation est beaucoup plus abondante sur les chaînes et réseaux trophiques, l'évaluation des

productions secondaires ayant bien progressé et permettant de situer la productivité des principaux types d'écosystèmes. Les grands cycles bio-géochimiques sont aussi mieux connus : l'exposé sur ces notions complexes de cycle de la matière et de flux d'énergie permettra au lecteur d'en apprécier la clarté.

Il était logique de consacrer le chapitre suivant à l'évolution des écosystèmes et, notamment, de faire le point sur l'acquis des connaissances relatives aux successions, à la notion de climax, et à la caractérisation du stade de développement des écosystèmes. Examiner les concepts de stratégies adaptatives et l'interdépendance de ces stratégies, celui d'équilibre dynamique, permet de poser bien des questions sur la biologie des systèmes.

C'est en illustration de ces concepts que F. Ramade termine avec une présentation biogéographique des principaux écosystèmes continentaux et océaniques.

La lecture de cet ouvrage, précis, bien documenté et agréable à lire, est à recommander, non seulement aux catégories de lecteurs déjà citées, mais aussi comme un manuel de l'enseignement supérieur.

Germaine RICOU

F.V. MERKEL, 1980. — *Orientierung im Tierreich* (Orientation dans le monde Animal). Gustav Fischer Stuttgart + New-York, 279 pp + 63 Figs. Balacron DM 48.

L'orientation est une condition *sine qua non* de la vie qui s'exprime dans la diversité des différentes stratégies, développées par les différentes classes animales selon les conditions de l'Environnement *sensu* UEXKULL et les besoins stratégiques de la survie. L'orientation consiste à assumer une position définie dans l'espace, qu'il s'agisse des êtres sessiles ou mobiles. MERKEL essaie de clarifier la terminologie qui pose encore et toujours de nombreux problèmes de communication entre chercheurs. L'orientation et la navigation sont des phénomènes fascinants et la multitude des solutions et la diversité des organes sensoriels au service de ces phénomènes sont impressionnantes. Le dernier cri est l'orientation par rapport au champ magnétique terrestre, mise en évidence chez certains Oiseaux ; cf. WILTSCHKO + WILTSCHKO (1975). — The Interaction of Stars and Magnetic Field in the Orientation System of Night Migrating Birds. I — Autumn Experiments with European Warblers Genus *Sylvia*. Z. f. Tierpsychol., 37, 337-355 and II — Spring Experiments with European Robins, *Erithacus rubecula*. Z.f.T. 30, 265-282. Ce mode d'orientation est possible en l'absence d'indications de la «boussole céleste», mais les mécanismes en sont encore mal connus, en particulier, on n'a pas encore découvert de récepteurs sensoriels magnétosensibles.

Comparé à la qualité de ce livre, la liste bibliographique est maigre (seulement 193 titres, p. 257-261) et surtout mal conçue. La plupart des citations sont pratiquement inutilisables : p. ex. (26) *The Biol. Bull.* sans autres indications, ni auteur, ni titre de l'article, ni année de parution !

En comparaison cf. SCHONE, H. (1980) — *Orientierung in Raum, Formen und Mechanismen der Lenkung des Verhaltens im Raum bei Tier und Mensch*. Wiss. Verlagsges. Stuttgart, 377 p.

Armin HEYMER

R. SIEWING, 1979. — *Erlanger Symposium für Strukturana-lyse und Evolutionsforschung, Ontogenese und Phylogenese*. Paul Parey Hamburg + Berlin, 193 pp. + 63 Figs. DM 56

La discussion sur la relation entre Ontogenèse et Phylogenèse est historiquement assez hypothéquée et a paru pendant longtemps un peu stérile.

De nombreux résultats en Embryologie morphologique et physiologique cependant permettent de revoir cette discussion pour construire une fondation stable de l'analyse structurale de la recherche évolutive. Dans ce but, 15 chercheurs se sont réunis en octobre 1977 à l'Université de Erlangen pour discuter des différentes disciplines de l'Embryologie. Les conférences et les contributions à la discussion sont publiées dans ce livre qui en dehors de son contenu purement informatif montre bien que Morphologistes et Physiologistes sont encore capables de discuter sur les problèmes en commun et de surmonter les divergences qui séparent les deux orientations et un grand mérite à ce sujet revient à Rolf SIEWING.

A. HEYMER

A. MANNING, 1979. — *Verhaltensforschung, eine Einführung* (Etude du comportement, une introduction). Springer Heidelberg + New York, 320 pp. + 97 Figs. DM 39.80

Ce traité est une bonne alternative aux livres déjà parus à ce sujet. L'étude du comportement a toujours priorité dans le traitement de la matière, mais l'auteur attache une grande importance aux bases physiologiques et psychologiques dans tous les domaines. Dans ce contexte, ce traité donne à l'Ethologie une base biologique très large. La bibliographie importante de 520 titres permet aux lecteurs de se reporter facilement vers les travaux originaux. Mais comment peut-on aujourd'hui publier une étude du comportement sans parler de l'Ethologie de l'Homme ?

A. HEYMER

D. ATTENBOROUGH, 1979. — *Das Leben auf unserer Erde, vom Einzeller zum Menschen, eine Wunder der Evolution*. (La vie sur notre terre, de l'Unicellulaire à l'Homme, le miracle de l'évolution). Paul Parey Hamburg + Berlin, 320 pp. + 124 Figs. DM 39

Ce livre est basé sur une série d'émissions à la Télévision anglaise pour illustrer le miracle de l'Évolution qui se produit depuis 3,5 Milliards d'années. L'auteur retrace les pas les plus importants et les plus décisifs depuis l'origine de la vie sur notre globe jusqu'à l'Homme ; — l'évolution des organismes pluricellulaires, le passage de la vie depuis la mer vers la terre ferme et la conquête de l'espace aérien, le développement des êtres organisés à sang chaud vers l'évolution culturelle sans précédent de l'Humanité qui aujourd'hui doit assumer toute responsabilité de sa propre existence et de sa survie. Nous devons à DARWIN la connaissance du processus évolutif de la vie par adaptation et sélection et l'auteur a réussi à retracer ce processus à l'aide d'un certain nombre d'animaux et végétaux dits «fossiles vivants». Les 124 photos en couleurs illustrent magnifiquement le chemin parcouru.

Armin HEYMER

V. JARMAN, 1979. — *Impala Social Behaviour, Territory, Hierarchy, Mating and the Use of Space*. Advances in Ethology 21. Paul Parey Berlin + Hamburg, 92 pp. + 32 Figs. DM 48.

Cette publication se base sur un travail de recherche de deux ans sur les Impalas du Parc National du Serengeti. Deux aires d'observations de 6 km² et d'une densité de population différente ont été choisies.

Les mâles adultes occupent des territoires individuels juxtaposés dont la taille et la densité dépendent de l'état de la végétation. Les hardes de femelles, elles aussi, se tiennent selon la période de l'année dans des zones de végétation différentes. Les mâles territoriaux défendent leurs territoires contre les autres mâles adultes, les plus jeunes mâles sont tolérés à l'intérieur des territoires, mais n'ont pas accès aux femelles. Le nombre de mâles territoriaux est plus élevé au début de la saison de pluie et diminue peu à peu lors de la saison sèche. La moyenne mensuelle de la taille des territoires en saison de pluie était de 0,17 km² et de 0,58 km² en saison sèche. La moyenne d'occupation d'un territoire était de 82 jours (n = 51); 5 territoires ont été tenus jusqu'à 267 jours par le même mâle. La territorialité est manifestée d'une manière statique - optique, en plus, il existe un marquage olfactif et sonore. Les combats s'observent rarement, mais à la suite de quelques combats sérieux on observe des paralysies ou même la mort d'un animal. Les mâles territoriaux produisent sur le front une sécrétion odorante, utilisée lors du *front-rubbing* et du *bush-horning* pour effectuer des marquages. Miction et défécation se déroulent selon un rituel bien précis.

Les jeunes mâles seront à l'âge de 4 à 9 mois chassés des hardes par les mâles territoriaux. Les regroupements des mâles non-territoriaux se composent de quelques mâles adultes de l'année, la hiérarchie sociale dans ces groupements dépend en grande partie de l'âge de l'individu. Les mâles adultes, et les mâles qui n'ont jamais occupé un territoire forment un hiérarchie linéaire.

Les domaines vitaux des femelles comportent une surface de 294 ha, le domaine d'une femelle a à peu près la taille de 12 territoires mâles. En période de reproduction, le mâle est plus actif que la femelle et le *Treiben* peut durer un certain temps. Les comportements post-ludiques sont réduits au minimum. L'auteur compare ces résultats avec les travaux de SCHENKEL et LEUTHOLD. cf. SCHENKEL, R. (1966). — On Sociobiology and Behaviour in Impala. *Z. f. Saugetierk.* 31, 177-205.; LEUTHOLD, W. (1970). — Observations of the Social Organization of Impala. *Z. f. Tierpsychol.* 39, 332-364.; LEUTHOLD, W. (1977). — *Afrikan Ungulates - A Comparative Review of their Ethology and Behavioural Ecology*. Zoophysiology and Ecology, 8, 307 pp. Springer Berlin + New-York.

Armin HEYMER

R. HENNIG, 1981. — *Schwarzwild, Biologie, Verhalten, Hege und Jagd*. (Biologie, comportement, protection contrôlée et chasse du Sanglier, *Sus scrofa* L.) BLV Munchen, 221 pp. + 72 Figs. DM 48.

Le Sanglier, en raison de son comportement destructeur des cultures agricoles, est devenu un ennemi potentiel du paysan et de ce fait, a été davantage pourchassé que chassé ! La suite logique était une structure de population catastrophique pour la survie de cette espèce, au moins en Europe centrale. Depuis peu, des mesures ont été prises pour rétablir le droit de vie des Sangliers et les Eaux et Forêts veillent à ce que cet animal retrouve sa place dans l'équilibre de notre écosystème. Seule une surveillance raisonnable et une chasse

sélective, faite par des professionnels, peut garantir des populations équilibrées dans nos paysages agricoles sans nuire aux paysans ni aux Sangliers.

L'état de nos connaissances actuelles sur *Sus scrofa* est bien résumé dans ce travail et cette monographie se veut à la fois scientifique et populaire, permettant aux chasseurs et aux paysans de s'instruire davantage sur l'écologie et le comportement de cet animal. Les interactions populations des Sangliers - agriculture sont très largement traitées. Une bibliographie importante permet aux intéressés d'approfondir le sujet, mais malheureusement aucun travail français n'a été cité !

Armin HEYMER

B. NIEVERGELT, 1981. — *Ibexes in an African Environment, Ecology and Social System of the Walia ibex in the Simen Mountains*. Ecological Studies 40. Springer Berlin + New-York, 189 pp. + 40 Figs. DM 89.

Les Caprins sont des Ongulés caractéristiques des régions montagneuses paléarctiques. La présence d'une population de *Walia ibex* dans les montagnes du Semien en Ethiopie représente pour l'auteur une particularité et il se pose la question de savoir comment ces animaux ont pu arriver là. En vérité, il s'agit probablement d'une relique car l'espèce se trouve sur l'ensemble de la péninsule arabique, dans le Sinai et en Israël. Au Paléolithique inférieur, le *Walia ibex* existait également en Afrique du Nord jusqu'à l'Atlas et vers le sud jusqu'au Soudan. Dans les montagnes du Semien, dans le même écotone que *Walia*, se trouve aussi *Oreotragus oreotragus* sur lequel l'auteur a également effectué des recherches. Par ailleurs, on trouve quelques bandes de Geladas, *Theropithecus gelada*. Cette région se distingue par une flore afro-alpine toute particulière que l'auteur décrit en détail (7-52). Dans cette steppe herbue dominante comme non Graminées *Erica aborea*, souvent recouvert du Lichen filamenteux *Usma* sp.; *Lobelia rhynchopetalum* pousse d'une manière isolée et dispersée.

Dans le chapitre 2, NIEVERGELT décrit les méthodes de travail sur le terrain et l'évaluation des différentes populations, y compris *Oreotragus* et *Theropithecus*. Une note particulière est réservée à l'analyse de système social de *Walia ibex* (137-168). Selon HALTENORTH (1978) — Les Mammifères d'Afrique, seuls 150 individus survivraient dans cette région. Cette espèce est aujourd'hui menacée, surtout à cause de la destruction de son domaine vital par les troupeaux des Vaches non contrôlés; cf. The Simien, an Ecosystem in Danger (173-177). Il faut signaler dans ce contexte que le WWF, l'UICN et The Ethiopian Wildlife Conservation collaborent ensemble pour protéger cette région toute particulière de l'Afrique et son monde animal.

Armin HEYMER

L. STEBBINS, 1980. — *Evolutionsprozesse*. Gustav Fischer Stuttgart + New York, 229 pp. + 94 Fig., DM 39.

La nature vivante est un produit de l'évolution et ceci n'est plus contesté par personne, mais le regard intime dans le fonctionnement de ces mécanismes qui durent depuis quelques Millions d'années, est dû au travail acrobique de nombreux chercheurs d'orientation bien différente et divergente. STEBBINS a réussi à extrapoler les données les plus signifi-

catives pour une synthèse de la théorie de l'évolution.

STEBBINS se veut darwiniste et sa conception se porte surtout sur la génétique des populations comme force inductrice de la sélection dans le processus de l'évolution de la flore et de la faune. L'Homme, son origine et son évolution culturelle et les graves problèmes de l'avenir ne sont pas oubliés, mais l'auteur cite très peu de bibliographie et fait croire que tout vient de lui-même.

Armin HEYMER

T. HALTENORTH et H. DILLER, 1977. — *Bestimmungsbuch der Säugetiere Afrikas und Madagascars*. (Guide des Mammifères d'Afrique et de Madagascar). BLV München, 403 pp. + 358 Fig. en couleur et 245 cartes. DM 38.

Les voyages en Afrique, naguère pas toujours faciles, ont été transformés par le tourisme moderne et les Parcs nationaux ont éveillé la curiosité des voyageurs ; les grands Mammifères sont devenus une attraction.

Ce guide est un outil précieux pour l'observation et la reconnaissance des grands Mammifères et chaque espèce est représentée en couleur ; en plus, les auteurs informent le lecteur sur la répartition géographique avec 245 cartes, sur la taille et le poids, le domaine vital, l'activité et la locomotion, la vie sociale et la reproduction, la nourriture et la durée de vie des animaux. Un bon guide de poche pour les voyages à travers les Parcs d'Afrique.

Armin HEYMER

A.B. CHIARELLI et R.S. CORRUCCINI, 1981. — *I. Primate Evolutionary Biology*. Springer Berlin + New York, 119 pp. + 73 Fig. DM 79.

Du 7 au 11 juillet 1980, lors du Congrès International de Primatologie à Florence, 17 chercheurs en biologie évolutive chez les Primates se sont réunis pour faire une revue up-to-date de nos connaissances actuelles sur la morphologie fonctionnelle, l'évolution, la paléontologie et la morphologie évolutive ; 13 contributions sont ainsi réunies dans le premier tome : *The Homologies of the Lorisoid Internal Carotid Artery System, Comparison of Eocene Nonadapids and Tarsius, Clinal Size Variation in Archaeolemur spp. on Madagascar, The Anatomy of Growth and its Relation to Locomotor Capacity in Macaca, Morphological and Ecological Characters in Sympatric Populations of Macaca in the Dawna Range, Specialization of Primate Foot Reflected in Quantitative analysis of Arthrodistal Joints of Anterior Tarsals, Morphology of Some of the Lower Limb Muscles in Primates, Morpho-Functional Analysis of the Articular Surfaces of the Knee-Joint Primates, Outlines of the Distal Humerus in Hominoid Primates : Application to Some Pliocene Hominids, Structural-Functional Relationships between Masticatory Biomechanics, Skeletal Biology and Craniofacial Development in Primates, Comparison of Morphological Factors in the Cranial Variation of the Great Apes and Man, Enamel Prism Patterns of European Hominids and their Phylogenetical Aspects, The Structural Organization of the Cortex of the Motor Speech Areas of the Human Brain and Homologs on the Ape's Brain.*

II. — *Primate Behaviour and Sociobiology*. 182 pp. + 65 Fig. DM 56.

La deuxième table ronde a réuni 46 chercheurs qui en 23 contributions, se sont exprimés sur le sujet pour passer en revue nos connaissances actuelles sur les aspects sociaux du comportement des Primates. Deux contributions nous prouvent que les Tupaïidae sont définitivement considérés comme faisant partie du groupe des Primates. Voici les titres des 23 communications concernant le sujet : *Studying Effects of Maternal Care in Rhesus Monkeys at Different Levels of Resolution — Genetic, Maternal and Environmental Influences on Social Development in Rhesus Monkeys — Personality and Dominance Behaviour in Stump Tailed Macaques — Natural and Dependent Rank of Female Crab Eating Monkeys, Macaca fascicularis, in Captivity — Sexuality of Aging Monkeys, Macaca radiata — Uses of Long Range Calls During Ranging by Guinea Monkeys — Problems in Representing Behavioral Space Time — On the Function of Allogrooming in Old World Monkeys — Courtship and Mating Behavior of Wild Orang Utans in Sumatra — Responses of Wild Chimpanzees — Brain, Sociobiology and Evolution in Primates — A Case of Male Adoption in a Troop of Japanese Monkeys — Parasitic Selection and Group Selection, a Study of Conflict Interference in Rhesus and Japanese Monkeys — Social Organization of Tree Shrews Tupaia glis — Social Behaviour and Incest Mechanisms of Tupaia glis — Lemurine Social and Territorial Organisation in a Northwestern Malagasy Forest — Factors Influencing Choice and Social Utilization of Resting Places in Captive Pottos — The Lateral Balancing of Handedness Tested in Slowly and Rapidly Moving Lorisidae — Adaptive Strategies Adopted by a Free Ranging Troop of Vervets When Placed in a Specially Designed Enclosed Environment — Comparative Studies of Gregariousness and Social Structure Among Seven Feral Macaca fasciata Groups — Behavioral Differences between Feral Group Reared and Mother Reared Young Japanese Monkeys — Effects of Prior Experience with Infants on Behaviour Shown to Unfamiliar Infants by Nulliparous Rhesus Monkeys.*

Aucun chercheur français n'a participé à ce colloque !

III. — *Advanced Views in Primatology*. Springer Berlin + New York, 266 pp. + 35 Fig. DM 98.

Il est incontestablement le mérite des Editions Springer, de rendre possible la publication sous forme d'un livre des contributions des Congrès pour ainsi augmenter la communication entre chercheurs de différentes disciplines. Le congrès de Florence en 1980 nous apporte une foule de résultats nouveaux sur la Primatologie d'aujourd'hui. Le Volume III nous présente surtout des idées et des vues nouvelles dans le contexte du travail de pionnier amorcé par le brillant Ralph Von KOENIGSWALD (1902-1982). Tous ces travaux sont des références importantes pour une recherche constructive en Primatologie à l'avenir. La Primatologie française, pourtant bien développée brillant par son absence, seul J. RUFFIE du Collège de France a participé au premier volume. Voici les thèmes du volume III : *Recent Advances in Molecular Evolution of the Primates — Immunogenetic Evolution of Primates — The Evolution of Human Skin — The Importance of Theory for Reconstructing the Evolution of Language and Intelligence in Hominids — Primatology and Sociobiology — Dominance and Subordination, Concepts or Physiological States ? — Sexual behaviour in Aging Male Rhesus Monkeys — Simian Type Blood Groups of Hamadryas Baboons, Population Study of Captivity born Animals at the Sukhumi Primate Center — Pertinence for studies on the Toxicity of Chlorinated Hydrocarbon Environmental Pollutants in Rhesus Monkeys — The Role of a Kenyan*

Primate Center in Conservation — Further Declines in Rhesus Populations of India — Taiwan Macaques Ecology and Conservation Needs — Prospects for a Self-sustaining Captive Chimpanzee Breeding Program — Miocene Hominoids and New Interpretations of Ape and Human ancestry — Infanticide in langur Monkeys (Genus *Presbytis*), Recent Research and a Review of Hypotheses — Recent Advances in the Study of Tool Use by Nonhuman Primates — Primate Communication in the 1980s : Summary of the Satellite Symposium on Primate Communication — Primate Locomotor Systems : Summary of Results of the Pre-Congress Symposium in Pisa — Results of the Pre-Congress Symposium on Methods and Concepts in Primate Brain Evolution — The Effects of Drugs and Hormones on Social Behaviour in Nonhuman Primates — Report on Symposium Entitled : Comparative Psychology — The Present and Future Status of Comparative Psychology/Proceedings of the Corigliano Calabria Symposium.

Armin HEYMER

Colloques Phytosociologiques. — Nous signalons à nos Collègues l'existence de cette série de volumes qui sont publiés sous la direction de J.M. GEHU. Chaque volume est consacré à un sujet déterminé de phytosociologie. On peut se les procurer chez l'éditeur à l'adresse suivante : J. CRAMER, A.R. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft, DL-99490 VADUZ, Lichtenstein. A titre d'exemple nous donnons ici les titres des trois derniers volumes parus. Volume VIII. *Les lisières forestières*. Colloque de Lille 1979, 481 pages. Prix : 300 F — Volume IX. *La végétation des forêts alluviales*. Colloque de Strasbourg, 1980, 731 pages. Prix 300 F. Volume IX. *Les végétations aquatiques et amphibies*. Colloque de Lille, 1981, 513 pages. Prix 250 F.

F. DE BEAUFORT, coordonnateur et éditeur. — **Livre rouge des espèces menacées en France. Tome 1. Vertébrés.** Secrétariat de la faune et de la flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 1983, 233 p. 70 F + 15 F de port pour les Membres de la Société d'Ecologie.

Ce livre, auquel ont contribué de nombreux spécialistes, offre une vue d'ensemble des espèces de Vertébrés disparues, en régression, endémiques et remarquables du territoire métropolitain.

Une introduction du coordonnateur situe tout d'abord l'objectif de l'ouvrage et en présente la structure. Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Amphibiens et Poissons sont présentés successivement. Pour chaque groupe, une vue d'ensemble est fournie avant d'entrer dans le détail des espèces, classées par niveau de régression ; y sont indiquées aussi les espèces endémiques et remarquables à des titres divers ; chacune fait l'objet d'une notice indiquant sa situation actuelle, les principales causes de régression, le niveau de protection, le cas échéant une bibliographie. A la fin du livre rouge de chaque groupe, des références générales sont signalées.

D'abondantes illustrations, dues à divers artistes animaliers, confèrent à l'ouvrage un charme particulier, qui compense la sécheresse du texte, qui va à l'essentiel.

Voilà un ouvrage important sur l'état de certaines des composantes les plus remarquables de notre patrimoine naturel, qui ne manque pas de souligner que la régression des espèces est étroitement liée à celle des milieux, une évidence qui n'a pas encore suffisamment fait son chemin.

P. BLANDIN

G. PERSOONE, E. JASPERS et C. CLAUS Ed. — **Ecotoxicological testing for the marine environment.** Proceedings on the International Symposium on Ecotoxicological testing for the Marine Environment, Ghent, Belgium, September 12-14/9/1983. Paru en 1984. Volume 1 : REVIEWS, SYNTHESES OF ROUND TABLES, 772 p. — Volume 2 : EXPERIENCE PAPERS, 580 p.

Ces deux volumes sont les Actes d'un Symposium qui a réuni, il y a 15 mois, 200 participants originaires de 20 pays.

Le 1er volume est consacré à 25 Revues générales, réalisées par des spécialistes connus. Huit font le point de l'état de l'Art dans différents pays d'Europe et d'Amérique du Nord, 13 couvrent les tests écotoxicologiques réalisés avec différents groupes d'organismes marins, cinq autres traitent de sujets particuliers de réel intérêt. Les conclusions de trois tables rondes consacrées à la standardisation et à la valeur prédictive des tests écotoxicologiques ainsi qu'aux implications financières de ces tests sont fournies.

Le 2e volume contient 41 «notes expérimentales» couvrant l'ensemble des thèmes de l'écotoxicologie marine (tests avec des groupes particuliers d'organismes, test avec des polluants particuliers, tests portant sur des effets spécifiques, «étude de cas», etc...).

Il est indiscutable que l'ensemble de l'écotoxicologie marine moderne a été prise en considération. Les données apportées par ce Symposium resteront d'actualité pendant de nombreuses années, car elles sont basées sur les toutes dernières expériences. Cet ouvrage servira de référence et, dans une large mesure, fera autorité. Bien entendu, la valeur prédictive des tests d'écotoxicologie marine vis-à-vis du milieu naturel est encore un point d'interrogation et de discussion mais comment pourrait-il en être autrement ?

Ceci dit, on regrettera le caractère nettement nord-ouest européen et nord-américain de ce Symposium. Il faut néanmoins admettre que l'écotoxicologie marine est, sauf exceptions notables, essentiellement développée dans ces pays. On doit aussi reconnaître, que les Organisateurs ont largement ouvert les portes de la session par affichage et ont généreusement gratifié les participants, puisqu'on relève en moyenne 14 pages imprimées par «poster» accepté. La participation française est loin d'être négligeable. Nos compatriotes ont été sollicités pour être auteurs ou co-auteurs de trois «Revue» ; 7 équipes françaises ont présenté des «posters». La littérature française n'est nullement négligée, ce qui ne paraît important de souligner dans les circonstances actuelles.

Au total, la lecture, et même la possession de cet ouvrage, paraît indispensable, non seulement à tous ceux qui font ou s'intéressent à l'écotoxicologie expérimentale, mais, plus généralement, à ceux qui se sentent concernés par des problèmes liés à la dégradation continue de notre Environnement.

On peut se procurer cet ouvrage auprès de European Aquaculture Society Pr. Elisathlaan, 69 B-8401 BREDENE, Belgique.

G. BELLAN

A. NOIRFALISE. — **Forêts et stations forestières en Belgique.** (234 pages, Les Presses agronomiques de Gembloux).

Le livre du Professeur A. NOIRFALISE est l'aboutissement très résumé de plus de 40 ans de recherches sur les forêts de Belgique effectuées avec la collaboration de nombreux scientifiques et en liaison avec des organismes de recherches

internationaux. Il propose au lecteur une vision claire, écologique, des différents types forestiers, de leur caractéristiques stationnelles, biogéographiques, de leurs potentialités sylvicoles. Il s'appuie essentiellement sur la phytosociologie, science dont les méthodes remarquablement simples mais efficaces ont permis et permettent mieux que toute autre une simplification des milieux et, ce qui est l'aboutissement de toute science, la compréhension et la prédiction.

Ainsi la connaissance des potentialités forestières et des séries dynamiques permet de prévoir le résultat d'actions menées par l'homme et de proposer des conseils de gestion appropriés. Mais l'auteur va plus loin, sa parfaite connaissance naturaliste du terrain l'amène à intégrer en un tout cohérent les considérations pédologiques, géologiques, dendrologiques, phytogéographiques (donc bioclimatiques), en un mot écologiques au sens large des types phytosociologiques forestiers qu'il décrit. La concision ne nuit pas à la précision, on appréciera les cartes de répartition et les remarquables photos pédagogiques en couleur, le souci d'intégrer les données à une vision européenne du système en cours d'élaboration.

Ainsi l'utilité de ce petit livre dépasse largement le cadre des frontières belges et tous les lecteurs de la moitié Nord de la France, d'Allemagne, de Hollande, d'Angleterre (et d'ailleurs !)... le consulteront avec profit. Le spécialiste phytosociologique pourra y regretter l'absence de tableaux synthétiques est la nomenclature parfois illégitime. On pourra discuter certains choix de regroupements syntaxonomiques et souhaiter des précisions sur les végétations de contact (lisières, coupes, chemins, etc...), mais ce sont là peu de choses en égard à l'objectif principal du livre, oeuvre de didactique active par excellence et présentation remarquablement claire des résultats d'une méthode appuyée sur une longue expérience de la forêt.

Ainsi ce livre pourra non seulement être lu avec profit par les phytosociologues et les sylviculteurs, mais aussi par tous ceux qui de l'agronome au paysagiste, urbaniste, enseignant, chasseur ou simplement promeneur amoureux de la Nature, désirent mieux connaître et comprendre les forêts. Gageons qu'il joue également un rôle favorable dans la sensibilisation et la compréhension des élus et décideurs, quant à la sauvegarde de nos dernières forêts, et qu'il permette d'effectuer les choix de sites forestiers à préserver, de façon qu'ils intègrent judicieusement les diverses catégories de stations forestières existantes.

Ph. JULVE et J.M. GEHU

Annual review of ecology and systematics. Volume 15, année 1984. Un volume relié 601 pages. Annual Reviews Inc. Palo Alto, California. Prix : 30\$

Comme pour les autres volumes de la collection, ce volume offre à ses lecteurs un menu très varié, sous la forme de 19 articles. Nous pensons que la façon la plus utile d'en rendre compte est de fournir le sommaire, accompagné de quelques commentaires.

C. DUPUIS : Willi Hennig's impact on taxonomic thought. Dans cette mise au point l'auteur montre l'importance des concepts de Hennig et le renouveau qu'ils ont apporté en Taxonomie. — P.F. BRUSSARD : Geographic patterns and environmental gradients : the central — marginal model in *Drosophila* revisited. — M.D. LOVELESS et J.L. HAMRICK : Ecological determinants of genetic structure in plant populations. — H.L. CARSON et A.R. TEMPLETON : Genetic revolutions in relation to speciation phenomena : the founding of new populations. — N.H. BARTON et B. CHARLESWORTH : Genetic revolutions, founder effects, and speciation. — M. ANDERSSON : The evolution of eusociality. — M. BEKOFF, T.J. DANIELS et J.L. GITTLEMAN : Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. — M.A. WATSON et B.B. CASPER : Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. — A. DAFNI : Mimicry and deception in pollination. — E.M. WIJSMAN et L.L. CAVALLI-SFORZA : Migration and genetic population structure with special reference to man. — A.R.M. NOWELL et P.A. JUMARS : Flow environments of aquatic benthos. — C. SMITH et O.J. REICHMAN : The evolution of food caching by birds and mammals. — W.P. SOUSA : The role of disturbance in natural communities. — E.E. WERNER et J.F. GILLIAM : The ontogenic niche and species interactions in size-structured populations. — M.S. BOYCE : Restitution of r and K-selection as a model of density-dependent natural selection. — R.S. LOOMIS : Traditional agriculture in America. — J.B. MITTON et M.C. GRANT : Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. — D.G. BUTH : The application of electrophoretic data in systematic studies. — G.H. Pyke : Optimal foraging theory : a critical review.

Des index détaillés terminent le volume et en facilitent la consultation. Toutes ces mises au point seront très utiles aux écologistes.

R. DAJOZ



ANNONCE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE POUR L'ÉTUDE ET LA PROTECTION DES MAMMIFÈRES

COLLOQUE NATIONAL FRANCOPHONE DE MAMMALOGIE

Les Chiroptères

ROUEN, 19 - 20 octobre 1985

La Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères (**S.F.E.P.M.**) a décidé de choisir «**Les Chiroptères**» (Chauves-souris) comme thème du IX^{ème} Colloque national de Mammalogie.

La rencontre annuelle des mammalogistes amateurs et professionnels fera le point sur les connaissances actuelles en matière de biologie, d'Écologie, d'Éthologie et de Protection des Chauves-souris. Par ailleurs, cette réunion coïncide avec la campagne de réhabilitation de ces mammifères.

Le Groupe Mammalogique Normand (G.M.M.) a été chargé de la préparation de ce colloque.

Un Comité scientifique d'organisation composé d'experts français et étrangers a été mis en place.

Les organisateurs recensent actuellement les propositions de présentations orales, de tables rondes, de projections de films ou de montages audiovisuels ou d'exposition de matériel d'étude. Les artistes animaliers sont invités à venir exposer leurs oeuvres.

Les projets de communication orale (durée 20 mn) doivent être adressés sous forme de résumé dactylographié dans un cadre horizontal de format 18 × 13 cm.

Toutes les propositions devront parvenir avant le 30 avril à l'adresse suivante :

François LEBOULENGER
Laboratoire d'Endocrinologie
Faculté des Sciences de Rouen
B.P. 67 — 76130 MONT-SAINT-AIGNAN

Le Directeur de la Publication : G. RICOU

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou des ayants-droits ou ayants-cause, est illicite (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Photocomposition-Maquettisme, Ch. L'HÉRITIER - COMPO-SCIENCE, 34270 Les Matelles
Impression TECHNIC-OFFSET — Imprimé en France
Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Seuls les membres de la Société à jour de leur cotisation peuvent publier dans le Bulletin. Dans tous les cas les articles proposés seront soumis à un Comité de Lecture composé par le Conseil de la Société d'Écologie. Sauf dérogation spéciale les articles ne devront pas dépasser 20 pages imprimées. Les clichés photographiques sont à la charge des auteurs.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne au recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive, et rigoureusement soignés dans le fond comme dans la forme. Ils seront fournis en 3 exemplaires (texte et figures). Les noms propres devront être en capitales ou souligné d'un double trait. Le titre du manuscrit devra être suivi du prénom et du nom du ou de chacun des auteurs, de leur adresse, ainsi que de l'adresse du laboratoire dans lequel le travail a été effectué. Les auteurs éviteront, sauf nécessité impérieuse, les abréviations autres qu'usuelles; les notes infrapaginales, exceptionnelles et courtes, seront numérotées de 1 à n du début de l'article à la fin. Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles devront être conformes au modèle suivant :

DE BACH (P.) et SUNDBY (R.A.), 1963. — Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia*, 34, p. 105-166.

Le titre des périodiques sera abrégé d'après les règles internationales de nomenclature (*World list of scientific publications*, 4^e édition). Tout article de plus de 4 pages imprimées sera précédé d'un résumé en anglais ou en allemand. Ce résumé sera conforme au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les dessins, exécutés à l'encre de Chine sur papier calque, bristol ou carte à gratter, ainsi que les photos, devront être groupés de façon à éviter le plus possible des frais de mise en page. La réduction souhaitée sera indiquée sur chaque figure. On évitera de fournir des données chiffrées à la fois sous forme de tableaux et de graphiques. Les manuscrits qui ne seront pas présentés suivant ces normes seront renvoyés à leurs auteurs.

Un jeu d'épreuves accompagnées des illustrations est envoyé aux auteurs qui devront retourner l'ensemble après correction et indication de l'emplacement souhaité pour les figures, au plus tard dans un délai de dix jours.

Les membres de la Société peuvent publier dans le Bulletin des travaux originaux, et des mises au point sur des sujets se rapportant aux divers domaines de l'Écologie Générale et Appliquée. Les manuscrits doivent être envoyés au Secrétaire Général.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore
57, rue Cuvier
75231 PARIS CEDEX
Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

TARIF D'ABONNEMENT POUR 1985

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	TOTAL
FRANCE	55 F	190 F	245 F
ÉTRANGER	55 F	265 F	320 F
COLLECTIVITÉS :	H.T.	T.V.A. 4 %	T.T.C.
FRANCE	384,60 F	15,40 F	400 F
Agences et Libraires (remise 10 %)	346,15 F	13,85 F	360 F
ÉTRANGER	403,85 F	16,15 F	420 F
Agences et Libraires (remise 10 %)	363,45 F	14,55 F	378 F

IMPORTANT : Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE.

30 JUIL. 1985

